Ueber die

Schleimhaut des Fischdarmes

nebst

Bemerkungen zur Phylogenese der Drüsen des Dünndarms.

Inaugural-Dissertation

vorgelegt

der medicinischen Facultät zu Strassburg im Elsass

von

Ludwig Edinger
aus Worms.

Bonn 1876.

Separatabdruck aus dem Archiv für mikroskop. Anatomie Band XIII.

Verlag von Max Cohen & Sohn (Fr. Cohen).

42

Gedruckt mit Genehmigung der medicinischen Facultät zu Strassburg im Elsass.
Referent: Prof. Dr. Waldeyer.

Trotz des grossen Interesses, welches gerade in den letzten Jahren die Frage nach der morphologischen und physiologischen Bedeutung der Krypten des Darmcanals hervorrief, ist der Versuch noch nicht gemacht, diese wichtige Aufgabe auf dem fruchtbaren Wege der Vergleichung zu lösen. Es liegt dies wohl zum grössten Theile an der mangelhaften Kenntniss, die wir vom Darmcanal der niederen Wirbelthiere haben. Genauer gekannt ist eigentlich nur der Intestinaltractus der Säuger, weniger Vögel und des Frosches. Ueber den Darm der meisten Amphibien, Reptilien und der Fische liegen ausser Leydigs werthvollen Arbeiten nur ganz vereinzelte eingehendere Beobachtungen vor. Speciell die Schleimhaut des Fischdarmes hat seit den Untersuchungen dieses Forschers keine auf Vertreter aller Abtheilungen sich erstreckende Untersuchung mehr erfahren. Und doch bietet gerade sie, durch die Vollständigkeit mit der sie alle Uebergangsformen von der einfachen Rinne zwischen den Längsfalten, bis zu gedrängt stehenden runden Blindsäcken aufweist, ein hohes Interesse.

Es erschien daher nicht ganz nutzlos den Darm der Fische einer erneuten Revision zu unterziehen, welche der morphologischen und physiologischen Werthigkeit seiner sogenannten Drüsen besondere Rücksicht trüge.

Die Güte des Herrn Prof. Waldeyer hat mich in den Stand gesetzt, diese Untersuchung an einer grossen Reihe von Arten durchzuführen.

Es sei mir gestattet an dieser Stelle dem verehrten Lehrer meinen innigsten Dank auszusprechen für die unterweisende Für-

sorge, die er mir während des ganzen Verlaufes meiner Studien angedeihen liess.

In derselben Weise bin ich den Herren Proff. O. Schmidt, Langerhans und F. Merkel für die Ueberlassung eines beträchtlichen Theiles meines Untersuchungsmaterials zu grösstem Danke verpflichtet. Insbesondere erhielt ich durch Herrn Prof. Merkel eine grosse Anzahl vortrefflich conservirter Fischdärme, theils aus der Ostsee (Rostock), theils aus dem Mittelmeer (Neapel), die mir bei meiner Untersuchung wesentlich zu Statten kamen.

1. Art der Untersuchung und Methoden.

Die Fische, die ich untersuchen konnte, standen mir nur in den am hiesigen Platze vorkommenden Süsswasserteleostiern frisch zur Verfügung. Alle anderen der unten aufgezählten Arten erhielt ich in mehr oder weniger gut conservirten Alkohol- und Chromsäurepräparaten. Bei kleineren Fischen wurde der ganze Darm in eine Reihe feiner Längs- und Querschnitte zerlegt, nachdem er vorher ausgebreitet und bei Loupenvergrösserung von der Fläche durchmustert worden war.

Bei grösseren habe ich zahlreiche Längs- und Querschnitte durch alle Theile des Tractus gelegt; namentlich auch durch die Uebergangsstellen eines Darmtheils in einen anderen (Oesophagus in den Magen, Magen in Mitteldarm etc). Dies letztere Verfahren ist ein sehr instructives und fruchtbringendes. Die Schnitte wurden in Carmin oder mit der sehr zu empfehlenden Doppelfärbung von Haematoxylin und Picrinsäure tingirt.

Zur Untersuchung der Epithelien bediente ich mich einmal des lebend frischen Präparates und der 1 % Osmiumsäure, dann der Macerationen. Diese gelingen recht gut durch $^1/_{10}$ % Osmiumsäure, ferner durch $^1/_4$ stündiges Einlegen in ein Uhrglas destillirten Wassers, welches 2—3 Tropfen Eisessig enthält, oder in Ranvier'schen Alkohol. Weitere Isolationen, meist zur Controle der erhaltenen Zellformen zugleich mit den vorgenannten angewandt, habe ich durch die Czerny'sche Mischung von Müller'scher Lösung und Speichel, sowie durch Zerzupfen des lebend frischen Schleimhautstückes in der Flüssigkeit der Peritonealhöhle zu erreichen vermocht.

Blutgefässinjectionen gelingen am besten mit einer kalten Masse von der Art. caeliaca aus. Viel schwieriger gerathen Einstich-

injectionen der Lymphgefässe. Die beim Karpfen oder Hecht unter die Serosa eingestochene Canüle einer Pravaz'schen Spritze füllt in den meisten Fällen ein Netz von Blutgefässen. Nur selten gelang eine wirkliche Injection der Lymphbahnen. Es ist sogar gar nicht schwer das ganze Blutgefässgebiet eines Darmstückes durch Einstichinjection zu füllen. Eine Füllung der Blutbahnen des Darmes von der A. coeliaca aus ist daher jeder Lymphgefässinjection vorauszuschicken.

Die gröberen anatomischen Verhältnisse im Darme der Fische sind durch die Arbeiten Cuviers, Rathkes, Owens u. A. längst bekannt. Ich unterlasse daher eine Beschreibung derselben und werde meine Angaben nur auf den viel weniger eingehend untersuchten Bau der Schleimhaut beschränken. Meine Mittheilungen hierüber stützen sich auf die folgenden Fische, deren Darm mir, meist vollständig, zu Gebote stand:

I. Cyclostomen.

1) Petromyzon fluviatilis, 2) P. Planeri, 3) Ammocoetes.

II. Selachier.

a) Haie:

4) Scyllium canicula, 5) Pristiurus, 6) Squatina angelus.

b) Rochen:

7) Torpedo Narke, 8) Torpedo marmorata, 9) T. aculeata, 10) Raja clavata.

III. Ganoiden.

11) Lepidosteus.

IV. Teleostier.

a) Lophobranchier:

12) Syngnathus acus;

b) Plectognathen:

13) Balistes.

c) Physostomen:

14) Anguilla fluviatilis, 15) Symbranchus marmoratus, 16) Clupea harengus, 17) Esox lucius, 18) Salmo fario, 19) Cyprinus carpio, 20) Tinca vulgaris, 21) Gobio fluviatilis, 22) Abramis brama, 23) Alburnus lucidus, 24) Chondrostoma nasus, 25) Cobitis fossilis, 26) ein Silurus.

d) Anacanthinen:

27) Ophidium, 28) Gadus lota, 29) Rhombus aculeatus, 30) Pleuronectes.

e) Acanthopteren:

31) Perca fluviatilis, 32) Serranus hepatus, 33) Gasterosteus pungitius, 34) Mullus barbatus, 35) Dactyloptera volitans, 36) Trigla lyra, 37) Naucrates ductor, 38) Gobius niger, 39) Blennius ocellatus, 50) Uranoscopus scaber, 41) Zeus faber, 42) Gonostoma denudatum, 43) Crenilabrus melas.

2. Literatur.

Von den Werken, die über den Bau des Fischdarmes handeln, konnte ich die unten folgenden benutzen. Indem ich ihre Titel zusammenstelle, glaube ich zu gleicher Zeit ein möglichst vollständiges Verzeichniss der betreffenden Literatur zu geben. Etwaige Mängel desselben möge man entschuldigen, namentlich da, wo vielleicht die Angaben, die in Monographien einzelner Arten enthalten sind, nicht erwähnt werden. Doch habe ich mich bemüht auch hierin, soweit mir die betreffenden Werke zugänglich waren, möglichst vollständig zu sein.

1) Rathke: Beiträge zur Geschichte der Thierwelt. 4. Abtheilung; in den Schriften der naturforschenden Gesellschaft zu Danzig. II. Bd. 2. Heft.

2) Derselbe in: Müllers Archiv 1837: Zur Anatomie der Fische. II. Abtheilung: der Darmkanal.

3) J. Müller: Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Abh. d. Berliner Akad. d. Wissenschaften 1843.

4) Derselbe: Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden. Abh. d. Berliner Akad. d. Wissenschaften 1840.

5) Rathke: Bemerkungen über den inneren Bau der Brike. Danzig 1820 (dem Verf. leider nicht zugänglich).

6) Wagner: De Spatularium anatome. Diss. inaug. Berolini 1848.

7) Leydig: Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Frankfurt 1857.

8) Derselbe: Histologische Bemerkungen über Cobitis fossilis in: Müllers Archiv 1853.

9) Derselbe: Kleinere Mittheilungen zur thierischen Gewebelehre. Müllers Archiv 1854.

10) Derselbe: Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.

11) Derselbe: Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.

13) Derselbe: Histologische Bemerkungen über Polypterus bichir. Zeitschr. f. wiss. Zool. V. Bd.

14) Langerhans: Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Freiburg 1873.

15) Melnikow: Ueber die Verbreitungsweise der Gefässe in den Häuten des Darmkanals von Lota vulgaris. Arch. f. Anat. u. Phys. 1866.

16) Günther: Description of Ceratodus in: Philosophical Transactions. Bd. 162. Part. II.

17) Owen: Description of Lepidosiren annectens. Transactions Linnean society. vol. XVIII.

18) Hyrtl: Lepisodiren paradoxa. Monographie. Prag 1845.

19) Costa: Storia ed anatomia dell' Anguilla e monografia delle nostrali specie die queste genere. Napoli 1850. (Dem Verf. nicht zugänglich.)

20) Home: Lectures on comparative anatomy. II. Bd. (Dem Verf. nicht zugänglich.)

21) Stannius: Handbuch der Zootomie. 1. Theil.

22) Gegenbaur: Grundriss der vergl. Anatomie.

23) Owen, Comparative anatomy of vertebrates. Vol. I.

24) Todd und Bowman: Cyclopaedia of anat. and physiology. Artikel: Intestinal tract.

26) Cuvier und Valenciennes: Histoire naturelle des Poissons. Paris 1828—49.

Ausser einem Theile der obengenannten Schriften handeln noch speciell über die Epithelien des Fischdarmes:

27) F. E. Schulze: Epithel- und Drüsenzellen. 2. Theil. Arch. f. mikr. Anat. III. Bd.

28) Kölliker, Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre. Verhandl. der physikal. med. Gesellschaft zu Würzburg. VIII. Band.

3. Der Vorderdarm.

a) Der Oesophagus.

Der Oesophagus wird bei allen Fischen von einer Anzahl in seiner Längsaxe verlaufender Falten durchzogen. Die relative Höhe

und der feinere Bau derselben zeigt nach Familien und Arten nur geringe Differenzen. Sie werden vom Bindegewebe der Mucosa und Submucosa hergestellt und sind constant, d. h. sie verstreichen auch bei Dilatation des Lumens nicht.

Seitlich tragen diese Falten manchmal noch eine Reihe von Längsleisten, auf denen wieder Leisten und Leistchen, alle in der Längsaxe des Darmes verlaufend, aufsitzen können. Das Ganze sieht dann von der Fläche wie aus langen Treppen aufgebaut aus. Andere Einsenkungen und Erhebungen, als diese, kommen nur selten in der Schleimhaut des Oesophagus vor. Drüsen finden sich nirgends. Der Oesophagus ist in seinem vordersten Theil meist mit mehrschichtigem Plattenepithel bedeckt, zwischen dem zahlreiche Becherzellen von ansehnlicher Grösse vorkommen, oder diese Zellart kleidet ihn auch ganz aus. Die mehr nach dem Magen zu liegende Hälfte ist fast immer nur mit Cylinder- oder Becherzellen besetzt. Wo Plattenepithel vorhanden ist, wird seine Schicht nach dem Magen zu immer dünner und dünner, die eingestreuten Becherzellen nehmen an Menge zu und bald bilden sie eine continuirliche Schicht, die noch über eine oder zwei Lagen der platten Zellen wegzieht, an der Magengrenze aber meist direct dem Bindegewebe der Mucosa aufliegt.

Die Verhältnisse der Epithelanordnung, sowie der feinere Bau der Zellen sollen bei den einzelnen Fischen geschildert werden.

Von dem einfachen ganz faltenfreien Darmrohr, wie es die meisten Evertebraten und die Embryonen der Vertebraten zeigen, weichen am wenigsten die Cyclostomen ab. Bei Myxine ist nach J. Müller die Schleimhaut aller Theile des Tractus entweder ganz glatt, oder nur mit minimalen Längsfältchen versehen. Das Epithel flimmert nicht.

Der Darm von Petromyzon fluv. ist in seiner ganzen Länge von niederen Schleimhautfalten durchzogen. Nur im Oesophagus sind sie von ansehnlicher Höhe. Sie ragen hier als schmale, lange oben etwas ausgefranzte Plättchen in das Lumen, stehen eng bei einander in der ganzen Peripherie des Vorderdarms und gehen nach hinten niedriger werdend direct in die Längsrippen des Darmes über. Bei Petromyzon Planeri und Ammocoetes ist die Faltenbildung im Oesophagus nicht vorhanden. Bei allen Petromyzonten flimmert das Cylinderepithel des Oesophagus.

Eine nicht viel höhere Ausbildung zeigt der Oesophagus der Selachier. Die Schleimhaut wird vom Ende der respiratorischen

Vorkammer bis zum Magen von einer Anzahl niederer Längswülste durchzogen, die sich bei einigen bis zur Mitte der Magendilatation fortsetzen können.

Bei Torpedo aculeat. erstreckt sich das geschichtete Platten-Epithel der Mundhöhle auch durch den ganzen Oesophagus. Schon bald hinter der Kiemenhöhle treten dazwischen einzelne bauchige Becherzellen auf. Sie liegen bald in der Tiefe von Plattenepithel bedeckt, bald auch münden sie frei auf die Oesophagusoberfläche. Die frei mündenden sind alle nach dem Lumen zu offen und ergiessen in dieses eine glasige, schleimige Substanz. Mehr nach dem Magen zu wird ihre Zahl grösser und bald haben sie die platten Zellen fast ganz verdrängt. Kurz vor dem Magenanfang sind sie so zahlreich geworden, dass sie, enge aneinander liegend, über den Resten des Plattenepithels eine eigene Schicht bilden, durch deren Secret die Schleimhaut immer mit einer ziemlich gleichmässigen glasigen Decke überzogen ist. Das Plattenepithel ist hier bis auf eine dünne Zellenlage ganz verschwunden, welche unter den Becherzellen bis zum Anfang der Labdrüsengruppen zieht.

Bei den Haien, die ich untersucht habe, und bei Raja clavata sind die Verhältnisse des Epithels andere. Das Plattenepithel reicht nur noch eine kurze Strecke in den Oesophagus herein. Von seiner Grenze bis zum Magen ertreckt sich vielmehr flimmerndes Cylinderepithel. Es besteht aus sehr langen schmalen Zellen, die nach der Schleimhaut zu in dünne, oft fadenförmige Fortsätze auslaufen. In dem Raume, den diese Zellenden zwischen sich lassen, liegen in grosser Menge freie, kleine Rundzellen angehäuft. Sie scheinen auf der Wanderung aus dem Bindegewebe der Schleimhaut in das Darmlumen begriffen zu sein. Man findet nämlich oft dieselben kleinen Körperchen zwischen die Leiber der Epithelzellen eingedrungen, auf jeder Höhe der Zelle von der Basis bis zu den Flimmern, einzelne sogar im Begriffe in das Lumen auszutreten. Wo sie sich in den engen Raum zwischen zwei Zellen klemmen, werden sie, ähnlich wie Blutkörperchen in ganz engen Capillaren, stark in die Länge gezogen und so im Breitendurchmesser kleiner. (S. Abb.) Becherzellen finden sich nur wenige und meist bei verschiedenen Arten in wechselnder Menge.

Flimmerepithel im Oesophagus wurde beobachtet bei: Raja clavata, Mustelus laevis, Squatina angelus und einem Pristiurus. Da die übrigen untersuchten Rochen und Haie nicht so gut conser-

virt waren, wie die genannten, so ist es zweifelhaft, ob nicht auch bei ihnen Flimmerung sich findet.

Bei den Selachiern liegt da, wo die Längsfalten des Schlundes anfangen, theilweise noch im Bereiche der letzten Knorpel des Visceralskeletes, eingebettet in das Bindegewebe der Mucosa und Submucosa ein eigenthümliches Organ. Es besteht aus einer sehr grossen Masse von kleinen, rundlichen, kernhaltigen Zellen, ganz ähnlich den Zellen, welche in den Lymphdrüsen gefunden werden.

Die Zellen bestehen aus fein granulirtem Protoplasma, sind kleiner als die Blutkörperchen, und lassen nur selten den Kern deutlich erkennen. In frischem Zustande konnte ich sie leider nicht untersuchen, meine Angaben beziehen sich auf Alkoholpräparate. Desshalb unterlasse ich auch Massangaben, die ja nur von zweifelhaftem Werthe sein könnten. Die Mucosa sendet Balken und Bälkchen zwischen sie, die sich da so theilen und verweben, dass ein zierliches, feines Netz die Körperchen in seinen Maschen birgt.

Das Organ ist nach der Schleimhaut zu nicht immer scharf abgegrenzt, namentlich ist nichts von einer besonderen Hülle um dasselbe nachzuweisen. Es erstreckt sich fast bei allen Arten durch den ganzen Oesophagus und in einzelnen Ausläufern bis weit unter die Labdrüsen des Magens hinab.

Beschrieben wurde es zuerst von Leydig in dessen: Beiträge zur mikr. Anat. und Entw. der Rochen und Haie, 1852, sowie 1857 in dessen Lehrbuch der Histologie.

Auch Owen scheint es gesehen zu haben. Er sagt in seiner Comparative Anatomy and Physiol. of Vertebrates: »A layer of grey parenchymatous substance is interposed between the muscular and inner coats of the cardiac half of the Oesophagus in Torpedo.« Bei Chimaera liegt es nach Leydig nicht in der Wandung des Oesophagus, sondern ist weiter vorne zwischen Rachenschleimhaut und Basis cranii zu finden. Leydig und Owen sprechen das Organ für ein Analogon der Lymphdrüsen an.

Zahlreiche, weit klaffende Lücken und Canäle durchziehen in seiner Umgebung das Bindegewebe der Schleimhaut. Sie sind fast alle, jedenfalls die grösseren, von einem zarten Endothel ausgekleidet und unterscheiden sich deutlich von den Blutgefässen dadurch, dass diese, wenn sie von derselben Weite sind, schon eine deutlich charakterisirte äussere Wandung besitzen, was bei den obengenannten Räumen nie der Fall ist. Das Endothel liegt unmittelbar auf Binde-

gewebszügen, die sich nicht von denen der umgebenden Schleimhaut unterscheiden. In ihrem Lumen fanden sich nie Blutkörperchen, obgleich bei einem der untersuchten Haie noch alle Gefässe strotzend mit solchen gefüllt waren; wohl aber hie und da ganz dieselben kleineren Zellen, die in dem oben beschriebenen Organ vorkommen. Das ganze aus dem Organ und den Canälen bestehende System trägt so deutlich den anatomischen Charakter, welchen wir bei Lymphapparaten zu finden pflegen, dass ich nicht anstehe, es für einen solchen zu halten. Der Mangel an frischem Material erlaubte mir leider nicht auf die nähere Untersuchung, namentlich auf Injectionen dieses interessanten Organs einzugehen. Gesehen habe ich das Lymphorgan des Oesophagus bei Torpedo aculeata, Torpedo marmorata, Raja clavata und einem Hai: Mustelus.

So lange nicht nähere Untersuchungen über dasselbe vorliegen, bleibt seine lymphoide Natur nur eine, wenngleich durch histologische Aehnlichkeiten begründete Vermuthung. Will man es mit den Balgdrüsen und Tonsillen im Schlunde und Oesophagus der Säuger in Homologie bringen, so muss an die Ansicht Henle's erinnert werden, der jene nicht für zum Lymphapparat gehörig erachtet, sondern zu den absondernden Drüsen zählt. Er sagt Anatomie Bd. II S. 62: »Die anatomischen Thatsachen widersprechen nicht der Annahme, dass Flüssigkeit und Körperchen der conglobirten Drüsen durch eine langsam fortschreitende Atrophie der oberflächlichen Schleimhautschichten ins Freie gelangen können.« »Organe, die ein schleimiges, die Wände schlüpfrig erhaltendes Secret liefern, scheinen nirgends so sehr an ihrem Platze zu sein, als in der Region der Mundhöhle.«

Dass wirklich zahlreiche der runden Zellen die Schleimhaut passiren und, zwischen dem Epithel emporsteigend, in das Darmlumen treten, habe ich oben berichtet und dies würde im Sinne der Henle'schen Lehre sein. An eine Beweisführung in der schwierigen Frage nach der Bedeutung der conglobirten Drüsen ist aber so lange nicht zu denken, als nicht physiologisch lebende oder lebensfrische Balgdrüsen untersucht werden. So bleibt denn auch die Frage nach dem Oesophagusorgan der Selachier eine vorderhand noch offene. Sie bietet freilich Aussicht auf Lösung nur durch einen Beobachter, dem der Aufenthalt an der See die Gelegenheit der Untersuchung ganz frischen Materials gewährt.

Bei einigen Selachiern kommen auf der Oesophagusschleimhaut kurse, spitze, nach hinten gerichtete Fortsätze vor (Owen); so bei

Spinax acanthias. Bei Selache spalten sich diese in der Nähe der Cardia stehenden Fortsätze reichlich, so dass der Eingang des Magens von einer Anzahl feiner, in das Lumen ragender Büschel umgeben ist. Owen hält diesen Apparat für eine Art Gitter, welches sich dem Entweichen der lebend verschluckten Nahrung in den Weg stellt.

Wenig von den Selachiern verschiedene Verhältnisse zeigt der Oesophagus der Ganoiden. Drüsen kommen hier ebenfalls nicht vor; die ganze Oberflächenvermehrung der Schleimhaut beschränkte sich auf einfache Längswülste von untereinander sehr verschiedener Höhe, die nur von dem Bindegewebe der Mucosa gebildet werden. Hie und da können sich auf ihnen, ähnlich wie bei den Selachiern, kleine papillenartige Höcker erheben. So hat sie z. B. Owen im Oesophagus des Störes gesehen. Das Pflasterepithel der Mundhöhle, das bei den Selachiern meist noch weit in den Oesophagus gereicht hat, ist hier bei den Ganoiden durch Cylinderepithel ersetzt. Eine Ausnahme macht nur Polypterus bichir, in dessen Oesophagus Leydig Plattenepithel fand. Beim Stör hat Eilhard Schulze zwischen dem flimmernden Cylinderepithel zahlreiche Becherzellen gesehen. Auch der Oesophagus eines Lepidosteus, dessen Intestinaltractus ich der Güte des Herrn Carl Luedeking in St. Louis Mo. verdanke, zeigt Flimmerepithel. Die Flimmerzellen sind hier sehr lang, glasig hell, mit deutlicher Membran an den Seiten, einer Membran, welche sich nach unten zu einem dünnen spitzen Faden verdünnt, der sich im Bindegewebe der Schleimhaut verliert. In dem hochwandigen Trichter, der so von der Zellmembran gebildet wurde, sitzt die Flimmerzelle und sendet einen nicht immer deutlichen Fortsatz in den Stiel des Trichters hinab. Die Flimmerhaare sitzen einer starken hellglänzenden Linie auf, welche über den oberen Zellrand hinzieht und sind von ansehnlicher Länge, jedenfalls die längsten, die mir im Oesophagus eines Fisches vorgekommen sind.

Auch bei den Teleostiern bleibt die Längsfaltenbildung im Oesophagus die herrschende. Die Ausbildung der secundären und tertiären Längsfalten, der Wülste und Riffe längs oder zwischen den primären Schleimhautwällen, erreicht den höchsten Grad in dieser Abtheilung, so dass der Oesophagus bei gleicher Weite eine beträchtlich grössere Oberfläche bietet, als bei den Selachiern. Das Plattenepithel ist ganz verschwunden und es bleibt von nun an durch die ganze Fischreihe nur Cylinderepithel als Bedeckung des

Oesophagus. Die meisten der Cylinderzellen aber sind zu Becherzellen umgewandelt. Flimmerung habe ich nirgends bemerkt. Die Eigenmuskulatur der Schleimhaut gelangt häufig zu ziemlicher Mächtigkeit. Sie besteht mit einer einzigen Ausnahme aus glatten Fasern, die theils in circulärer Richtung um den Darm laufen, theils auch senkrecht zu der Höhe der Falten aufsteigen.

Von den Lophobranchiern zeigt Syngnathus acus im Oesophagus eine Reihe flacher Längswülste, welche alle nur von einer Epithelschicht bedeckt sind, die bei den beiden untersuchten Exemplaren ganz aus grossen blasigen Becherzellen bestand, deren breite, ganz kuglige Gestalt sonst im Fischdarme nirgends wiederkehrt.

Zwischen dem lockeren Bindegewebe der Mucosa und dieser Epithelreihe zieht eine schmale Platte aus elastischem Gewebe hin. Auf Querschnitten umzieht sie den ganzen Oesophagus als stark lichtbrechender, immer dem Epithel folgender Streif. Zu beiden Seiten des Vorderdarmes werden im Bereiche der Kiemen die Becherzellen durch Plattenepithel verdrängt.

Ueber den Oesophagus der Plectognathen liegen keine genaueren Angaben vor. Von Balistes habe ich zwar zwei wohlconservirte Därme erhalten, bin aber nicht im Stande in der Schleimhautbeschaffenheit von Anfang bis zu Ende irgend einen nenneswerthen Unterchied zu entdecken. Ich habe also entweder nur den Mitteldarm im Besitz oder, und das ist das Wahrscheinlichste, der Vorderdarm ist vom Mitteldarm nicht durch Modification der Mucosa verschieden.

Die unten folgenden Angaben über die Darmschleimhaut des Balistes hätten demgemäss auch für den Oesophagus Gültigkeit.

Wechselnde Bilder zeigt der Oesophagus der Physostomen. Anguilla fluviatilis und Symbranchus marmoratus zeigten im Wesentlichen dieselben Längsfalten, mit Becherzellen besetzt, die hier in mehrfacher Schicht über einander liegen. In den Buchten zwischen den Schleimhautwülsten lag bei Anguilla fluv. ein glasiger Schleim, in den einzelne freie Rundzellen eingebettet waren. Diese stammen entweder aus dem Bindegewebe der Mucosa selbst, aus dem sie wohl, wie ich es bei den Selachiern beschrieben habe, ausgewandert sind, oder sie sind direct durch die Wand der Gefässe in das Darmlumen gekommen.

Beim Aal liegt nämlich das Netz der Schleimhautgefässe ganz direkt unter dem Epithel. Nur ein schmaler Gewebssaum, der wohl grösstentheils nur durch die hier etwas verdickte Gefässwand ge-

bildet ist, trennt es von diesem. Die Consistenz dieses Saumes ist eine geringere, als die jedes anderen Theils der Capillarwandung. In fast jeder, auch der vorsichtigst ausgeführten Injectionen, fand er sich von der Masse durchbrochen und die blauen Streifen des löslichen Berlinerblau's gingen an vielen Stellen zwischen den Epithelzellen in die Höhe. Beim Hecht und Karpfen, auch beim Näsling ist das System der Längswülste am höchsten entwickelt. Fächerförmig sitzen den primären Schleimhautfalten zu beiden Seiten eine grosse Zahl von secundären und tertiären Längsfalten auf. Auf einem Querschnitte durch den contrahirten Oesophagus bieten die Räume zwischen diesen Falten ganz das Bild viel verzweigter tubulöser Drüsen. (S. Abb.)

Nicht ganz so hochgradig entwickelte Oberflächenvergrösserung zeigt der Oesophagus der übrigen Teleostier (z. B. Clupea harengus, Tinca vulgaris, Alburnus lucidus, Leuciscus rutilus, Gadus lota, Rhombus aculeatus, Gasterosteus pungitius etc.).

Die Abbildung eines Durchschnittes durch den Oesophagus von Perca fluviatilis zeigt den geringsten Grad von Oberflächenvergrösserung, der bei einem Teleostier vorkommt. Er lässt sich durch zahlreiche Uebergangsformen bis zu dem complicirteren Bau des Hecht- und Karpfenoesophagus verfolgen.

Nach Owen finden sich auch Papillen bei den Teleostiern; er sah sie bei: Box, Caesio, Stromataeus fiatola, Tetragnonurus und bei Rhombus xanthurus. Bei den vier letzteren sind sie hart und von fast zahnartiger Beschaffenheit.

Das Epithel des Teleostieroesophagus wird von Cylinderzellen gebildet, zwischen denen in ungeheurer Zahl grosse Becherzellen oft mehrfach über einander geschichtet stehen.

Eine Bildung von Querfalten im Oesophagus, wodurch dann wirklich nach allen Seiten abgeschlossene Crypten entstehen, habe ich nur bei Gobius niger gesehen [1]).

Bei Gobius melanostomus, Blennius sanguinolentus, Cyprinus barbus, Cyprinus chrysophrasius und Atherina Boyeri mündet nach Rathke am Ende des Oesophagus (Vorderdarm?) der Gallengang.

---

1) Am Ende des Oesophagus von Mullus barbatus, des einzigen Teleostierösoph., welcher Plattenepithel trägt, finden sich auf eine kleine Stelle zusammengedrängt eine Anzahl schlauchförmiger Drüsen mit kurzem, körnig trübem Cylinderepithel.

Die Verdauung muss bei diesen Thieren ganz unter Anwesenheit von Galle vor sich gehen (Rathke).

Ueber den Oesophagus der Dipnoer liegen Angaben von Günther und Owen vor. Ceratodus hat, wie Ersterer angiebt, einen ganz glatten Oesophagus (nor folds or striae). Lepidosiren dagegen zeigt wieder die bekannten Längsfalten.

Im Pharynxtheil scheinen auch auf einem Querwulst wirkliche Drüsen vorzukommen. Wenigstens spricht Owen von einer »narrow transverse fold minutely papillose and glandular.

b) Der Magen.

Kein Theil des ganzen Darmtractus zeigt durchgängig bei allen Familien der Fische so gleiche Verhältnisse im feineren Bau der Schleimhaut, als der Magen. Am Ende des Oesophagus treten die Längsfalten enger und enger zusammen und nehmen bedeutend an Anzahl zu, an Breite und Dicke ab. Dadurch, dass zwischen diesen schmalen Leisten hie und da Querfalten auftreten, entstehen lange, wenig breite Blindsäcke von bald grösserer, bald geringerer Tiefe.

Ihre Epithelbedeckung entspricht ganz der des übrigen Oesophagus. Sehr rasch nimmt die Bildung der Querscheidewände an Menge zu und dadurch der Längsdurchmesser der Crypten mehr und mehr ab. Einen bis zwei Millimeter vom Beginn dieser Buchtenbildung an sind durch reichste Bildung von Querfalten zahlreiche kreisrunde Gruben entstanden, die nun auch schon das Epithel des Magens tragen (Stomach cells.). Ist das Epithel des Oesophagus ein Cylinderepithel, so geht es ganz allmählich in das Magenepithel über. Dabei schwinden ziemlich plötzlich die bauchigen Becherzellen; Flimmerhaare, wo solche die Oesophagusschleimhaut überzogen hatten, gehen verloren. Es bleibt nur das lange schmale Cylinderepithel des Oesophagus, dessen Zellen sich von denen des Magens hier nicht mehr scharf trennen lassen.

Die Labdrüsen schliessen sich an den Fundus der Crypten, deren Hervorgehen aus den Längsfalten des Oesophagus ich so eben geschildert, an.

Diese Drüsen treten phylogenetisch zuerst in der Klasse der Fische auf, und zwar bei den Selachiern. Die ältesten Wirbelthiere haben ebenso wie die Evertebraten noch keinen, eigens

zu den Zwecken der Verdauung bestimmter Körper (Eiweissstoffe etc.), differenzirten Darmabschnitt.

Dem Amphioxus geht eben so, wie den Cyclostomen ein Magen in histologischem Sinne ab. Auch die Dipnoer scheinen ihn noch nicht alle zu besitzen.

Der Magen von Ceratodus ist nach Owen »without Crypts or folds«.

Ueber die »Magenschleimhaut« des Lepidosiren paradoxa sagt Hyrtl: »Sie ist wie die Schleimhaut des übrigen Darmkanals äusserst dünn und schwarz tingirt. Von der Peritonealhaut wird sie durch ein kaum sichtbares Stratum von queren Muskelfasern getrennt. Sie besitzt keine Spur von Drüsenöffnungen oder Falten.«

Nur Owen hat bei seinem Exemplar von Lepidosiren annectens die Reste zerstörter Labdrüsen gesehen. Es wäre nicht unmöglich, dass hier eine durch den Zustand des Präparates hervorgerufene Täuschung dem geübten Beobachter widerfahren wäre. Die Bestimmtheit, mit der die beiden anderen Forscher das Fehlen auch der Spuren von Labdrüsen bei nahestehenden Arten behaupten, sowie der von Owen selbt gerade an dieser Stelle hervorgehobene schlechte Zustand seines Materials, gestatten wohl diese Vermuthung zu äussern.

Wahrscheinlich haben sich die Magensaftdrüsen in der Thierreihe aus den gewöhnlichen Einstülpungen des Darmepithels, wie sie sich am Ende des Oesophagus fanden und wie sie im Mitteldarm reichlich vorkommen, entwickelt.

Dafür spricht auch ihre Ontogenese nicht nur bei den höheren Wirbelthieren, wo sie durch die Arbeiten von Kölliker und in neuester Zeit durch Barth[1]) und Laskowsky[2]) gekannt ist, sondern auch bei den niedriger stehenden, älteren Thieren.

Für die Säugethiere, das Hühnchen und die Batrachier ist es nachgewiesen, dass das Epithel der Magendrüsen in der ersten Zeit überall ein gleichförmiges ist und erst später die im Fundus der Crypten gelegenen Zellen sich zu den Labzellen umwandeln. Bei einem Rochenembryo von 2 Cm. Länge fand ich das Drüsenepithel noch durchaus dem Epithel der Magenoberfläche gleich. Es bestand

---

1) Barth, Beitrag zur Entwicklung der Darmwand. LVIII d. Wiener Sitzungsberichte. II. Abtheilung.

2) Laskowsky, Ueber die Entwicklung der Magenwand. Ibid.

aus cubischen, trüben, körnigen Zellen mit undeutlichem Kern. (Vergl. Abbildung.)

Auch bei den erwachsenen Selachiern ist die Form der Labzellen noch keine vom Magenepithel so ausgeprägt verschiedene, wie bei den Teleostiern. Sie sind nicht polygonal, sondern mehr cylindrischer Gestalt und zeigen fast alle noch deutlich den Fortsatz nach der Schleimhaut, welcher den Magenepithelien nie fehlt.

Es ist nicht unmöglich, dass die ganze Magenschleimhaut des Embryo und der niederen Fische absondert, während später die Zellen, welche nicht in die Tiefe der Crypten gelangen, eine andere Function, jedenfalls eine andere Gestalt und anderes Aussehen annehmen. Es muss ja jedenfalls auch im Darme der niederen Fische und derjenigen höher stehenden, denen Labdrüsen abgehen, ein verdauender Saft abgesondert werden und welche Stelle dürften wir eher als diese Function erfüllend ansehen, als die, aus welcher ontogenetisch und phylogenetisch echte Verdauungsdrüsen hervorgehen?

Die Formen und die Anordnung der Magendrüsen variiren so wenig, dass die folgende Beschreibung im Wesentlichen für alle untersuchten Fische, die überhaupt Magendrüsen besitzen, gilt.

Im Anfange des Fischmagens sind die Drüsenschläuche noch ziemlich kurz. Erst allmählich nehmen sie nach dem Fundus hin an Länge zu, um gegen das Magenende hin rasch wieder sich zu verkürzen. Oft sind noch weit vor der Gallengangmündung gar keine Labdrüsen mehr zu treffen (s. unten). Sie besitzen keine Membrana propria. Ihr Epithel liegt direkt dem Bindegewebe der Mucosa an. Dieses sendet, wie ich beim Hecht und einigen Rochen sehr deutlich sehe, feine kernhaltige Fasern zwischen die einzelnen Zellen der Drüse.

Verzweigungen der Drüsenschläuche kommen selten vor. Häufig jedoch münden zwei oder drei in eine Grube des Magenepithels.

Die Gefässanordnung hat Melnikow bei Lota vulgaris untersucht. Die Arterien gehen, nach Durchbohrung der Muscularis am schlauchförmigen Ende der Drüsen angelangt, sogleich in ein die Drüsen umspinnendes Capillarnetz über, aus dem, ebenfalls an der Basis der Magendrüsen, die Venen hervorkommen.

Reiche Lymphgefässnetze, theilweise die Blutgefässe eng umspinnend, wurden von Fohmann im Magen des Turbot und des Silurus glanis gefunden.

Das Epithel des Magens ist ein Cylinderepithel, das nie Flimmern trägt.

Die Zellen sind nach allen Seiten hin nackt. Von dem Vorhandensein einer besonderen Zellenmembran, neben der die Zellen unter einander verklebenden Kittsubstanz (s. u.) habe ich mich nie überzeugen können. Nach dem Magenlumen zu hat das Protoplasma starke Neigung eine schleimig glasige Metamorphose einzugehen.

Fast alle Zellen finden sich in dieser Weise an ihrem freien Rande modificirt. Meist hat sich nur die oberflächlichste Protoplasmaschicht umgewandelt und ragt dann aufgequollen halbkugelförmig über das Niveau. Oft auch geht die Schleimmetamorphose tiefer herab. So ist es besonders bei den Epithelzellen am Endtheil des Magens und im Zwischendarme der Selachier häufig zu einem Verbrauch sämmtlichen Protoplasmas gekommen. Die ganze Zelle ist zu einer schmalen, hellglänzenden Masse geworden, an deren Basis die letzten Protoplasmareste und der Kern liegen, letzterer eingebettet in einen Ausläufer, welcher dem Bindegewebe der Mucosa zuzieht.

Alle Magenepithelien besitzen diese Ausläufer. Ihr feines Ende ist bis zum Bindegewebe der Schleimhaut zu verfolgen, in dessen Maschenzügen es sich verliert. Zu einer sicheren Anschauung über diese Endigungsweise der Magenepithelien bin ich nicht gekommen. An den Drüseneinstülpungen legen sich diese »Zellendfäden« dachziegelförmig über einander. So umgeben sie den oberen Theil einer jeden Drüse mit einer Art Membran, die aus einer Unzahl feiner Fädchen zusammengesetzt ist und die Drüse scharf nach aussen hin abgrenzt. (S. Abbildung.)

Der Zellkern ist längsoval, hell und zeigt mehrere Kernkörperchen.

Das Offensein der Magenepithelien des Fischdarmes wurde zuerst von E. Schulze[1]) erkannt, der sich an folgender Stelle auch über die mögliche physiologische Bedeutung dieses anatomischen Verhältnisses ausspricht: »Zweifelhaft kann es erscheinen, ob diese Zellen, welche die zwischen den Drüsenöffnungen befindlichen netzförmig verbundenen Riffe der Magenschleimhaut überziehen und noch eine geringe Strecke in den Eingang der Drüsen sich fortsetzen,

1) Epithel- und Drüsenzellen. S. 175.

wirklich zu den Becherzellen gerechnet werden dürfen, da trotz vieler Aehnlichkeiten eine so charakteristische Eigenthümlichkeit jener, die bauchige Theca und deren obere Verengung fehlt und auch da nicht vorhanden ist, wo sie nicht, wie gewöhnlich, alle neben einander stehen, sondern durch Flimmerzellen getrennt sind. — Uebrigens wird der Umstand, dass die Zellen, welche die Mageninnenfläche überziehen, an ihrem freien Ende membranlos, dagegen mit einer ausgeschiedenen zähflüssigen Masse bedeckt sind, für die Auffassung sowohl von der im Magen vor sich gehenden Resorption, besonders von Flüssigkeiten, als auch von der auffallenden Immunität der Magenschleimhaut gegen die verdauende Kraft des eigenen Drüsensecretes gewiss bedeutungsvoll werden. Man erwäge nur, dass nun nicht mehr von einer Osmose der Flüssigkeiten durch Zellenmembranen, sondern von einem direkten Uebergange in andere mehr oder minder flüssige Massen die Rede sein muss und dass diese als ein Secret aufzufassenden Massen eine ziemlich continuirliche Schicht über den Zellen bilden und so eine direkte Einwirkung des verdauenden Magensaftes auf die Zellen selbst ausschliessen.«

Die Epithelzellen werden durch eine helle Kittsubstanz untereinander verbunden (Esox luc.), welche zwischen ihnen aufsteigend am Lumen angekommen immer zu einem kleinen Kölbchen anschwillt. Dieses ragt über das Niveau der Zellen empor und färbt sich ungemein leicht mit Anilinblau. Mit dieser Farbe tingirte Schnitte lassen die Endkölbchen der Kittsubstanz leicht zwischen den fast ungefärbten Schleimpfröpfen [1]) der Magenepithelien erkennen. Von der Fläche sieht man, dass die Kittsubstanz in schmalen glänzenden Ringen die Zellen umgiebt. Da wo mehrere Ringe zusammenstossen, erkennt man leicht die Endkölbchen als dunkle Punkte. Im drüsenfreien Vorderdarm von Syngnathus acus hat die Kittsubstanz eine bedeutende Mächtigkeit gewonnen. Dabei ist ihr Aussehen nicht mehr homogen, wie bei den anderen Fischen, sondern deutlich fibrillär.

Das Epithel der Labdrüsen wird nur von einer Zellart gebildet.

---

1) »Schleimpfröpfe« hat Biedermann die oberen schleimig degenerirten Theile der Magenepithelien genannt, welche er am Froschmagen genau beschreibt.

Biedermann: Untersuchungen über das Magenepithel. Wiener Sitzungsberichte LXXI. III. Abth.

So viele Färbungen mit Anilinblau oder Carmin ich auch versucht habe, nie wollte es gelingen Differenzen, sei es in Färbung oder in Gestalt der Labzellen, zu erkennen.

Nur an den in Ranviers diluirtem Alkohol macerirten Labdrüsen von Perca fluv. fielen mir Grössendifferenzen auf, indem einige Zellen von bedeutenderer Dicke über die Grenzlinien der Blindsäcke hinausragten. Aehnliches beschreibt Eilhard Schulze bei Silurus glanis, wo grosse Labzellen in Ausbuchtungen des Drüsenschlauches lagen.

Die Labzellen der Fische sind ganz membranlos, von polygonaler oder rundlich kugliger Gestalt und hie und da (bei Selachiern constant) mit einem nach dem Bindegewebe zu gerichteten Fortsatz versehen. Dieser Fortsatz entspricht ganz den oben geschilderten Zellendfäden, nur ist er viel kürzer. Wie diese legt er sich auch dachziegelförmig über den der folgenden Zelle und so fort. Das Protoplasma der Zellen ist immer stark bräunlich granulirt. Der Kern wird erst durch Färbungen deutlich und zeigt sich dann öfter mit Kernkörperchen versehen. Zwei Kerne in einer Zelle sind nicht selten; dann ist diese Zelle aber auch länger als alle übrigen, vielleicht aus dem Zusammenfliessen zweier neben einander liegender hervorgegangen.

Von Anilinblau werden die Zellen der Magendrüsen intensiv und alle gleichmässig gefärbt, ebenso von Carmin, jedoch erst nach längerer Einwirkung dieses Farbstoffes. Die Farbe der frischen Zelle ist ein leichtes Gelbbraun, hervorgerufen durch zahlreich eingelagerte Körnchen von dieser Farbe.

Es ist wohl anzunehmen, dass diese Zellen den Magensaft secerniren, da sie vollständig nach Lage, Gestalt und Reactionen den Zellen in den Drüsen höherer Thiere gleichen, bei denen die verdauende Kraft experimentell erprobt ist. Doch behalte ich mir eine Reihe physiologisch chemischer Angaben über die diesem sowohl, als anderen Theilen des Fischdarms zukommenden Secrete vor.

Was das Verhältniss der Drüsenzellen zu den von Heidenhain aufgestellten anatomisch-physiologischen Begriffen der Haupt- und Belegzellen angeht, so stimmen sie mit keinem der beiden vollständig überein, scheinen aber doch mit den letzteren grössere Verwandtschaft zu besitzen.

Die Differenzirung von zwei Zellarten in den Labdrüsen selbst ist ein phylogenetisch viel später zu setzender Vorgang. Den Fischen

fehlt noch derselbe; ob er bei den Batrachiern schon eingetreten ist, ist zweifelhaft. Heidenhain fand beim Frosche nur eine Zellart. Manchmal mochte es mir aber doch an gelungenen, in Anilinblau gefärbten Schnitten durch den Froschmagen scheinen, als fänden sich hellere und dunklere Zellen in demselben, ohne dass jedoch je der Färbungsunterschied so deutlich gefunden worden wäre, wie wir dies bei Säugethieren und Vögeln gewöhnt sind. In einem späteren Aufsatze über die Schleimhaut des Amphibien- und Reptiliendarmes soll auf diese Verhältnisse näher eingegangen werden.

Magendrüsen kommen, wie bemerkt, nicht allen Arten der Fische zu.

Sie treten, soweit unsere sichere Kenntniss reicht, zuerst bei den Selachiern auf (s. o.) und finden sich hier überall ohne Ausnahme. Auch die Ganoiden besitzen sie wohl sämmtlich. Unter diesen ist mir nur das Vorkommen beim Stör zweifelhaft. Leydig beschreibt nämlich als die Magendrüsen dieses Thieres kurze breite Crypten mit hellem Cylinderepithel. Die Abbildung, die er von solchen giebt, zeigt, dass sie in Nichts den Labdrüsen aller andern Fische gleichen, aber mit den unten zu beschreibenden Magendrüsen so grosse Aehnlichkeit haben, dass sie zu diesen gerechnet werden müssen. Da auch F. E. Schulze, welcher den Störmagen untersucht hat, keine näheren Angaben brachte, so bleibt es ungewiss, ob nicht noch neben Leydigs »Magendrüsen« wirklich echte Labdrüsen vorkommen, wie sie der Befund bei Polypterus (Leydig) und Lepidosteus annehmen lässt.

Auch unter den Teleostiern sind mehrere, denen Magendrüsen ganz fehlen. So werden sie vermisst bei Cobitis fossilis, Gasterosteus pungitius, Tinca vulgaris, Abramis barbio, nach Rathke auch bei Blennius ocellatus und sanguinolentus, Gobius melanostomus, Cyprinus chrysophrasius und Atherina Boyeri. Wahrscheinlich fehlen sie auch bei Balistes. Bei allen diesen findet sich ein einfaches, etwas körnig getrübtes Cylinderepithel ohne Becherzellen, in der vor der Gallengangmündung gelegenen Darmabtheilung.

Ein solches Fehlen des speciell verdauenden Abschnitts ist jedenfalls, als durch regressive Vorgänge erlangt anzusehen. Von ganz nahe verwandten Arten kann die eine den Magen noch haben, während er der andern abgeht. So hat z. B. nach Rathke Gobius melanostomus keinen Magen, während bei Gobius ophiocephalus noch ein ganz kleiner Magentheil des Darmes da vorhanden ist,

wo Gobius batrachocephalus einen wirklichen Magen von relativ ansehnlicher Grösse zeigt.

Wenn nun die Abtheilung der Teleostier im Laufe der Stammesentwicklung einen Magen erworben hat, so kann ein Fehlen desselben, bei einzelnen Arten aus einander ganz fernstehenden Familien nur als durch einen regressiven Vorgang erlangt, gedeutet werden, der in Anpassung an eine Aenderung der Nahrung verlief. Die Verdauung muss bei solchen Thieren theilweise durch ein Darmsecret verrichtet werden, wenn auch anzunehmen ist, dass das trüb körnige Epithel der geschilderten Vorderdarmstrecke einen Antheil an der Secretion des Verdauungssaftes hat. Rathke hat in der That im Darme solcher Fische noch ganz unverdaute Nahrungsmittel gefunden.

Nach dem Magenende zu werden die Einstülpungen des Schleim secernirenden Epithels tiefer und tiefer, während die Labdrüsen, welche sich an sie anschliessen, in demselben Verhältniss kürzer werden. Auf diese Weise sind bald zahlreiche, zum Theil verzweigte Krypten entstanden, alle mit dem Magenepithel ausgekleidet. Zwischen ihnen trifft man noch einige, denen ein kurzer Labzellenanhang noch anklebt. Nach der Gestalt und dem Aussehen der Zellen, sowie nach ihren Reactionen auf Säuren und Farbstoffe können die Drüsen des Magenendes wohl für Schleimdrüsen erklärt werden.

Ihre physiologische Function wird wohl die sein, den durch die Magenverdauung erzeugten Chymusbrei etwas zu verdünnen und härtere unverdauliche Körper (Sand, Krebsschalen, Gräten) mit schützender Decke zu überziehen.

Oft findet man derartigen Darminhalt durch zähen Schleim zu einer Masse geballt, aus der keine verletzenden Spitzen mehr hervorschauen. Bei ihrer grossen Zartheit würde die Schleimhaut auch Insulten von Seite derartiger Körper nicht den geringsten Widerstand bieten können. Der Schleim gerinnt, sowie er in das Darmlumen tritt, zu einer derben überziehenden Schicht. Einzelne Fische haben derarartige Drüsen auch im Magenblindsack. Magenschleimdrüsen sind weit verbreitet unter den Fischen. Sie kommen zu: 1) Allen Selachiern, 2) den Ganoiden, besonders sind sie bei Lepidosteus schön ausgebildet, 3) einigen Teleostiern (nach Rathke bei Acanthopterus Lumpus, Cottus scorp. Gasterosteus u. A.)

Das Bindegewebe der Magenschleimhaut weist nur wenig Musculatur auf. Diese besteht aus glatten Fasern. Nur an dem Magen von Syngnathus und an dessen Oesophagus kommen quergestreifte Muskelfasern in der Schleimhaut vor. Sie bilden Längszüge, welche einige nur aus wenig Fibrillen bestehende Bündelchen zur Höhe der Falten schicken. (S. Abb.)

Anhäufungen von Lymphzellen kommen besonders gegen das Magenende zu vor.

Hier liegt eine circuläre Klappe (Valvula pylori), meist ganz durchsetzt von diesen Körperchen. Solitäre Follikel sollen nach Leydig den Fischen abgehen. Doch kommen am Magenausgang des Karpfen solche vor. Sie liegen im Bindegewebe der Mucosa, welches starke Circulärzüge um sie bildet.

Anhangsweise mag noch hier am Schluss der Beschreibung der Magenschleimhaut der Befund von »Schaltstücken« (Rollett) in den Magendrüsen mancher Fische bemerkt werden.

Bei den meisten Selachiern liegt da, wo das Magenepithel in den Einsenkungen aufhört, zwischen diesem und dem Labzellenschlauche, ein kurzes Schaltstück, von kleinen Cylinderzellen gebildet, die kürzer und bedeutend schmäler, als die Magenepithelien sind. Ihre eng bei einander liegenden Kerne lassen an Querschnitten durch gefärbte Schleimhaut die ganze Zone der Schaltstücke als breiten, dunkler gefärbten Saum leicht erkennen.

Andere Schaltstücke finden sich an derselben Stelle bei manchen Teleostiern. Bei Rhombus aculeatus sind sie zusammengesetzt aus ganz kleinen Cylinderzellen; so dünn und klein, dass man sie an ungefärbten Präparaten leicht übersieht und den Raum zwischen Magenepithel und Labdrüse leicht als nur durch Schleimhautbindegewebe erfüllt ansieht. Sie umgeben den Hals der Labdrüse auf eine kurze Strecke.

Die Ausstülpungen der Magenwand, der Magenblindsack und zuweilen der Ductus pneumaticus zeigen wesentlich denselben Bau wie diese.

Der Blindsack namentlich zeigt fast immer denselben Bau. Nur bei wenig Fischen (Zeus faber, Clupea harengus etc.) stimmt er mit der Beschaffenheit der Darmoberfläche (s. d.) überein. Es kann auch vorkommen, dass nur Schleimdrüsen sich in ihm finden.

Ihre eng bei einander stehenden Gruppen, die als gelbliche Fleckchen durch die Schleimhaut hindurch schimmern, fielen schon

Rathke bei Uranoscopus scaber auf. Ueber den Bau des Magenblindsacks finden sich in der Literatur fast keine Angaben.

Wo ein Gang zur Schwimmblase führt, kann er sowohl vom Oesophagus (Amia), als von einer beliebigen Magenstelle bis zum äussersten Ende des Blindsacks hin ausgehen (Clupea). Bei Clupea harengus und Uranoscopus scaber ist seine innere Oberfläche in Längsfalten gelegt, die nach der Schwimmblase hin verstreichen. Bei dem ersteren Fisch berühren sich in dem engen Gang manchmal zwei einander gegenüber liegende Falten, wachsen zusammen und theilen ihn so auf eine Strecke weit in zwei parallel verlaufende Canäle.

Bei Uranoscopus scaber wird das Cylinderepithel des Magentheils in dem Gange immer niederer und flacher und geht zuletzt direct in das Epithel der inneren Schwimmblasenoberfläche über.

4. Die Appendices pyloricae.

Die Appendices pyloricae sind Ausstülpungen der Schleimhaut, welche auch im feineren Bau ganz dieselben Verhältnisse wie jene zeigen.

Die Serosa und die Muscularis unterscheiden sich nicht von den analogen Häuten des Darmes.

Die Schleimhaut bildet durch ihre Falten ein zierliches enges Netzwerk, so dass zahlreiche, mehr oder weniger lange Crypten gebildet werden, die von der Mündung bis zum Fundus das gleiche Epithel zeigen. Entweder sind es einfache oder dichotomisch getheilte Schläuche, welche, wo sie enge sind, mit den Lieberkühn'schen Crypten des Säugethierdarmes grosse Aehnlichkeit zeigen. Durch die ganze Fischreihe hindurch, überall haben sie den gleichen Bau.

Das Epithel besteht aus hellen cylindrischen Zellen, meist von solcher Schmalheit und Kleinheit, wie es im ganzen Tractus nicht mehr angetroffen wird. Becherzellen kommen zwischen ihnen vor, können aber auch ganz fehlen. Nach dem Schlauchlumen zu liegt eine schmale, stark lichtbrechende Cuticula und über dieser erhebt sich ein Saum von Flimmern. Wo diese, wie es zuweilen vorkommt, unter einander verklebt sind, entsteht ganz das Bild, welches vom »porendurchzogenen Cuticularsaume« des Darmes so bekannt ist.

Aber nie heben sich die Flimmerhaare, wie dieser, auf einer Basis gemeinsam ab und lassen die Zellen zurück. Ausserdem ist die Verklebung der Haare zu einer gestreiften Linie die seltene Ausnahme, fast immer sind die Cilien mit einer keinen Zweifel an ihrer Flimmerhaarnatur lassenden Deutlichkeit von einander getrennt. Sehr deutlich ist der Flimmerbesatz der Zellen bei Rhombus aculeatus, welche überhaupt grössere und leichter untersuchbare Epithelzellen hat, als die anderen untersuchten Fische; kaum sichtbar, vielleicht ganz fehlend ist er in den 3 Appendices pyloricae des Barsches. Die Kerne stehen im oberen Drittel der Zellen. An Carminfärbungen erscheinen nur sie und ein kleiner körniger Haufen, der an der Zellbasis liegt, gefärbt. Die übrige Zelle ist nur ganz schwach geröthet.

Bei Lepidosteus ist die Bindegewebsschicht zwischen den Schlauchdrüsen sehr mächtig; bei allen andern ziehen nur ganz schmale Streifen zwischen denselben hindurch [1]).

Der Bau der Appendices pyloricae hat in der histologischen Literatur noch sehr wenig Berücksichtigung gefunden. Die einzige Abbildung eines vergrösserten Schnittes durch solche hat Owen gegeben. Es ist ein Schnitt durch die App. pyl. des Härings, der aber nur als Uebersichtsbild dienen kann und nicht über Form und Anordnung der Zellen etc. genauere Erkenntniss zulässt.

Die sämmtlichen Lehrbücher der vergleichenden Anatomie halten die Blinddärme für dem Darme anhängende Absonderungsorgane. Dennoch findet sich keine Angabe, welche diese physiologische Thätigkeit bewiese. Man hat lange einen Parallelismus zwischen ihnen und dem Pancreas gesucht und auch zu finden geglaubt, derart, dass ein Pancreas da fehle, wo die App. pylor. vorhanden seien und umgekehrt bei denjenigen Fischen vorhanden sei, welche diese Darmanhänge nicht besitzen. Aber abgesehen davon, dass gerade die Fische, bei denen eine Bauchspeicheldrüse mit Sicherheit gefunden wurde (Salmo salar, Clupea harengus, Gadus callarias, Perca fluviatilis, Acipenser sturio u. A.) reich entwickelte Appendices haben, spricht auch der mikroskopische Befund in diesen Crypten wohl gegen eine secretorische Eigenschaft.

1) Die Angaben über die Appendices pyloricae stützen sich auf die Untersuchung folgender Arten: Lepidosteus, Rhombus aculeat., Perca fluv., Uranoscopus scaber, Dactyloptera volitans, Naucrates ductor, Scorpaena und Mullus barbatus.

Von Secret wurde nie etwas in den App. pyl. gefunden. Epithelzellen mit Flimmerbesatz wurden bislang noch nie aus einer Drüse des Verdauungstractus beschrieben. Ausserdem sind die Zellen der Drüsen meist oder immer körnig von Secret getrübt (namentlich die Pancreaszellen), die Zellen der Append. pyl. ganz klar und hell.

Nach diesen Befunden werden jedenfalls Zweifel an der allgemeinen Annahme, dass in den Blindsäcken ein Secretionsapparat vorliege, berechtigt erscheinen.

Es ist sogar nicht unmöglich, dass sie dem Resorptionsapparate des Darmes angehören. Die zum Resorbiren geeigneten flüssigen Producte der Magenverdauung werden dann sofort hinter dem Magen von diesen Blindsäcken aufgesaugt. Die Enge der Mündung erlaubt den compacteren, noch nicht resorbirbaren Speisetheilen nicht den Zutritt. Diese wandern weiter in den Mitteldarm, der sich aussen durch seine Weite kaum von den Append. pyl. im Bau unterscheidet, um nach allmählichem Zerfall da resorbirt zu werden.

Man könnte so die Appendices pylor. als eine hinter dem Magen gelegene resorbirende Darmstelle auffassen, die sich in Anpassung an die Nahrung, die das Thier zu sich nimmt, bald mehr bald weniger ausstülpt.

Die Abhängigkeit der Bildung von Blindsäcken von der Art der aufgenommenen Nahrung steht in Einklang mit der Thatsache, dass bei einander ganz nahestehenden Arten der einen die Appendices fehlen, während sie bei der andern stark entwickelt sind.

Ueber die Lymphapparate der Appendices pyloricae liegen ebensowenig wie über ihre Blutgefässe Untersuchungen vor.

5. Der Mitteldarm.

Der Abschnitt des Intestinaltractus, welcher vom Magenende bis zur Enddarmklappe führt, ist nicht immer in der histologischen Anordnung von dem vorhergehenden, wie von dem nachfolgenden Darmstück streng geschieden. (Magenlose Fische s. o.) Bei vielen Teleostiern sind Enddarm und Mitteldarm ganz gleich gebaut.

Der Darm der Cyclostomen zeigt eine grosse Anzahl niederer Längsfalten, die ihn von Anfang bis zu Ende parallel durchziehen. Sie bestehen aus einem zartfibrillären Bindegewebe in das an varia-

blen Stellen zahlreiche Lymphzellen eingebettet liegen und sind sehr reich an Blutgefässen.

In eine dieser Längsfalten hat sich eine starke Arterie mit ihrer Vene (A. und V. intestinalis) eingelagert und bauscht sie so an ihrem freien Rande breit auf, während sie auf der Schleimhaut ebenso schmal aufsitzt, wie die andern. Dieser von den Blutgefässen und dem Faltengewebe (bei Ammocoetes auch von starken Lymphzellenanhäufungen) hergestellte Längswulst durchzieht den ganzen Darm in einer sehr gestreckten Spiraltour. Er wurde zuerst von Rathke beschrieben und »Spiralklappe« genannt. Ueber ihn quer hinweg geht bei Petromyzon fluv. ein weitmaschiges Netz kleiner niederer Schleimhautbälkchen. Dies Netz mit den weiten flachen Crypten, die es zwischen seinen Maschen lässt, stellt das erste Auftreten einer Formation (Vereinigung von Längsfalten und Querfalten zu Crypten) dar, deren höhere vervollkommnetere Grade uns in den »Lieberkühn'chen Crypten des Säugethierdarmes begegnen. (s. u.)

Die Spiralklappe der Petromyzonten ist eine durch den Verlauf der Blutgefässe bedingte Oberflächenvergrösserung der Darmschleimhaut, die morphologisch den anderen Längsrippen des Darmes ganz gleichwerthig ist.

Bei Myxine ist die Darmwand noch ganz glatt, nur einige wenige niedrige Längsfältchen werden von J. Müller angegeben. Von der »Spiralklappe« der Petromyzonten fehlt jede Spur. Auch dem Ammocoetes fehlt noch die Faltenbildung im Mitteldarm. Hingegen ist bei ihm die Spiralfalte schon mächtig entwickelt.

Der Darm der Petromyzonten wird von flimmerndem, oft in mehrfacher Schicht gelagertem Cylinderepithel überzogen. Becherzellen finden sich (E. Schulze) keine darin.

Bei Myxine fehlt die Flimmerung nach J. Müller.

Von der Pylorusklappe bis zur Enddarmklappe zeigt der ganze Darm der Fische das gleiche Bild, das weiter unten zu schildernde Netz der Schleimhautfalten; nur bei den Selachiern wo sich eine Anzahl starker Schleimhautfalten zur Bildung der Spiralklappe vereint, hat das Darmstück vom Magen bis zur Klappe einen vom übrigen Darm differenten Drüsenbesatz. Es finden sich dicht an einander gedrängt weite kurze Blindsäcke, ausgekleidet mit einem Epithel, das dem Magenepithel gleicht; nur erlangen die Schleimpfröpfe der Zellmündung eine bedeutend grössere Mächtigkeit und ergiessen ihr Secret reichlich in den Darm. Es sind diese Blindsäcke die Fortsetzungen der Magenschleimdrüsen. Sie bedecken nicht immer die ganze Darm-

oberfläche, sondern es bleiben hie und da in der Längsrichtung des Darmes verlaufende Stellen (Mustelus) frei von ihnen. Diese werden dann von zackigen Ausläufern desjenigen Theiles der Magenschleimhaut eingenommen, dessen Labdrüsen noch lange Schläuche sind. Mehr nach der Klappe zu wird das bislang helle Epithel etwas trüber, die Schleimpfröpfe kürzer und geringer, bis sie ganz verschwinden. Fast immer gehen die Querfalten zwischen den Schleimdrüsen verloren und es bleiben nur die Längsfalten der Mucosa, welche von da an über die Klappe hinweg den ganzen Darm durchziehen. Bei Mustelus fehlen den Epithelzellen dieser Darmstücke die (z. B. bei Torpedo aculeat. sehr deutlichen) Zellenfäden. Es bleiben so nur kurze breite Cylinder, deren untere Hälfte fast ganz von dem sehr grossen Kerne, der obere von dem schleimig umgewandelten Zellprotoplasma erfüllt wird.

Gegen das Ende des »Zwischendarms« tritt schon das Cylinderepithel auf, welches die Spiralklappe bekleidet. Es sind lange schmale Zellen mit feinen Ausläufern nach der Schleimhaut hin und einem feingestrichelten Basalsaum nach dem Lumen. Flimmerhaare ragen bei einem grossen Theil dieser Zellen über den Saum, so namentlich in den vor der Klappe belegenen Partien und am Anfangstheil der Spiralklappe selbst [1]). Hie und da stehen schmalbauchige Becherzellen zwischen den Cylindern.

Die Spiralklappe wird (Raja clavata) nur von der Mucosa constituirt. Weder Längs- noch Quermuskulatur des Darmes setzen sich in sie fort.

Die Schleimhaut ist reich an glatten Muskelfasern. Starke Blutgefässe und weite endothelbedeckte Spalträume (Lymphbahnen?) durchziehen sie. (Bei Scyllium canicula liegt immer zwischen zwei Längswülsten ein solcher Hohlraum).

Das Bindegewebe der Mucosa ist reichlich von freien kleinen Rundzellen (Lymphkörperchen) durchsetzt. An einzelnen Stellen ist ihre Anhäufung sehr stark, man wird hier lebhaft an die Peyer'schen Plaques des Säugethierdarmes erinnert, denen diese Zellhaufen wohl auch homolog sind. Aus ihnen dringen massenhaft die kleinen Zellen herauf, durch das Bindegewebe hindurch, weiter zwischen den Leibern der Epithelzellen hindurch, frei in das Darmlumen empor. So räthselhaft die physiologische Bedeutung dieses

1) Am deutlichsten zeigten Squatina angelus und ein Pristiurus die Flimmerung.

Vorganges ist, anatomisch lässt er sich ganz sicher constatiren. Man kann an Haematoxylin-Picrinsäure-Präparaten, wo die Zellleiber sich hellgelb färben, die Kerne und Lymphzellen aber dunkelbraun werden, letztere leicht an allen Stellen ihres Weges finden. An einem Präparat, wo der Darm sammt dem geronnenen Inhalt vor dem Schneiden in Glycerinleim eingegossen war, fanden sie sich auch frei im Darmlumen.

Die glatte Muskulatur der Mucosa liegt, wenn man einen Querschnitt betrachtet, in der Mitte einer jeden Klappe. Zu beiden Seiten von ihr zieht sich ein eigenthümliches hellglänzendes Bindegewebe hin, das sich sehr leicht mit Carmin imbibirt, wobei aber nie Kerne sichtbar werden. Dies Gewebe sendet Ausläufer sowohl in die Wülste der Schleimhaut, welche die Klappe überziehen, als namentlich reichliche zwischen die Muskelfasern, wo sie mit denen der anderen Seite ein Netzwerk bilden, in dessen Maschen die glatte Muskulatur und etwas Bindegewebe eingebettet sind. Sehr schön kann man sich dieses Netz deutlich machen, wenn man ein Präparat nur ganz kurze Zeit in Carminlösung verweilen lässt, es bleibt dann alles ungefärbt, bis auf das Netz, dessen rothe Maschen zierlich die hell gebliebenen Muskelbündel umfassen.

Ein Querschnitt durch eine Klappe besteht demnach von oben nach unten aus: 1) Epithel; 2) lymphoidem Bindegewebe, durchzogen von Ausläufern des 3) elastischen (?) Gewebes; 4) elastisches (?) Netz die Muskelbündel in sich bergend; 5) wieder elastisches Gewebe; 6) lymphoides Bindegewebe und 7) Epithel der Unterfläche.

Von der Fläche gesehen zeigt die Mucosa der Spiralklappe fast immer nur eng beisammen stehende Längswülste, die Fortsetzungen der Längsfalten des Zwischendarms.

Bei Squatina angelus finden sich einige wenige querstehende Falten, so dass lange ovale Crypten entstehen. Durch Vorstülpungen der Wand in den Hohlraum werden dieselben oft getheilt, so kürzer und im Verhältniss zur Länge auch breiter.

So entstehen zahlreiche Uebergangsformen bis zu ganz engen rundlichen Blindsäcken, je reichlicher die Ausbildung der Querfalten wird. Bei den Rochen scheint dies Verhältniss sich constant zu finden.

So erstreckt sich (z. B.) bei Torpedo Galvani über die ganze Klappe ein sehr engmaschiges Netz hoher Schleimhautfalten und die zwischen diesen liegenden Blindsäcke geben dieser Darmstelle ganz den An-

blick, den ein dicht von Lieberkühn'schen Crypten erfüllter Säugethierdarm bietet.

Im freien Rande der Spiralklappe verlaufen die Arteria und Vena mesaraico-intestinalis (Owen). Sie giebt zahlreiche Aeste in das Bindegewebe der Falten (die Cryptenwand) ab. Im freien Klappenrand zieht auch ein varicöses Chylusreservoir dahin. Zu ihm treten eine Reihe kleinerer Lymphgefässe, die aus einem dicht unter der Mucosa gelegenen engen Lymphnetze stammen. (Owen.) Durch diese drei Gefässe ist der Klappenrand verdickt im Verhältniss zur Klappe selbst. Die Unterfläche der Spiralklappe zeigt regelmässig viel reichlichere Lymphzellenansammlungen und geringere Faltenbildung, als die Oberfläche.

Die Oberflächenvergrösserung, welche im Darme der Selachier durch die Spiralklappe gegeben ist, dient, ihrem Bau und ihrer Anordnung nach zu urtheilen, wahrscheinlich der Resorption. Die mit den Magensecreten und der Galle gemengten Nahrungsstoffe gelangen vermischt mit dem Secret der Schleimdrüsen in den Klappendarm, wo sie durch die Klappen am raschen Passiren gehemmt werden. Sie werden also stagniren, die Verdauung wird hier beendigt und ihre Producte an Ort und Stelle sogleich resorbirt und den ausgedehnten Chyluslymphapparaten zugeführt.

Nur der Klappendarm kann bei den Selachiern die Resorptionsstätte sein, da in allen vorhergehenden Darmabschnitten die Epithelien nach dem Lumen zu von dem Schleimpfropfe erfüllt werden. In diesem fand sich nie auch nur das kleinste Speisetheilchen. Immer ist er ganz klar und homogen. Eine Trübung durch aufgenommene Stoffe würde in der glashellen Zellenreihe nicht zu übersehen sein.

Das Vorhandensein der Spiralklappe bei den Selachiern und Dipnoern, sowie der Umstand, dass sie schon bei den Ganoiden zu schwinden beginnt und den Teleostiern ganz fehlt, steht vielleicht im Zusammenhang mit der zunehmenden Länge des Mitteldarms, je höher man in der Wirbelthierreihe aufsteigt. Doch ist jedenfalls auch das Volumen des Thieres auf die Grösse der Oberfläche, von der aus es ernährt werden soll, von Einfluss.

Bei den Cyclostomen verläuft der Darm noch windungslos durch die Bauchhöhle. Im Verhältniss zur Körpergrösse wenig länger als bei ihnen, ist der Darm der Selachier. Ein so kurzes Rohr erlaubt den Speisen nicht die zu ihrer völligen Resorption nöthige Dauer des Verweilens im Darme. Soll sie geschehen, so kann es nur durch eine Vergrösse-

rung der resorbirenden Oberfläche, die zugleich dem Fortrücken des Chymus ein mechanisches Hinderniss bietet, erreicht werden. Dies Verhältniss liegt bei den Selachiern vor. Mit der zunehmenden Darmlänge bei höher stehenden Ordnungen, werden solche Apparate mehr und mehr überflüssig und verschwinden wieder. Nur noch hie und da unter den Teleostiern weist eine gesteigerte Faltenbildung im Darme auf ein ähnliches Missverhältniss zwischen Darmlänge und Masse des zu ernährenden Thieres hin. Doch kommt es nie wieder zur Differenzirung eines so vollkommenen Resorptionsapparates, wie die Spiralklappe einer ist.

Die Spiralklappe im Darme der Dipnoer durchzieht bei Ceratodus nach Günther den ganzen Mittel- und Enddarm (?). Quere Schleimhautfalten gehen darüber hin. Im Darme finden sich zahlreiche Gebilde, die Günther den Lymphfollikeln zurechnet. Er gibt ausdrücklich an, dass sie auf der Klappe grösser und mächtiger seien. Auch Lepidosiren annectens hat eine Spiralklappe. Die Schleimhaut des Mitteldarmes zeigt (Owen) honigwabenartige Vertiefungen.

Zweifelhaft ist, ob eigentliche Drüsen darin vorkommen. Owen spricht von einer »glandular structure similar to that of the sturgeon«. Doch meint er wohl nur die Crypten zwischen dem Schleimhautnetz. Den Darm von Lepidosiren annectens schildert Hyrtl: »Unter dem Pylorus zeigt die Schleimhaut einen halben Zoll weit eine äusserst subtile, mit freiem Auge kaum unterscheidbare Netzbildung, an welche sich quere, sehr nahe gerückte niedrige, aber die ganze Peripherie des Darmrohres umgreifende Fältchen anschliessen. Grössere Falten oder Zotten finden sich nirgends. Am Insertionsrande der Spiralklappe kommen über ihm schon in der ersten Windung merkwürdige scharf begrenzte eiförmige oder runde, 2—4 Linien im Durchmesser haltende, 1—2 Linien tiefe Gruben vor, deren ich 14 zählte.«

»Der scharfe Schleimhautrand, der jede einzelne umgiebt, sticht durch seine gelbliche Färbung gegen die übrige durchaus schwarz pigmentirte Schleimhaut grell ab. Sie liegen so nahe bei einander, dass sie nur durch eine schmale ebenfalls pigmentlose Schleimhautbrücke getrennt werden. Ihr Grund ist mit dicht stehenden Zotten besetzt, welche bei den grösseren eine Art Pinsel bilden, der in die Höhle des Darmes hervorsteht. Ich habe keine Vorstellung über diese mit Nichts in der Thierwelt verwandten Gebilde.

Sie für Absorptionsapparate zu halten, wofür ihre Form zu sprechen scheint, ist eine Vermuthung, die schwer zu beweisen ist.«

Im Mitteldarm der Ganoiden lässt sich ebenfalls ein vorderer, klappenfreier und ein hinterer, die Spiralklappe enthaltender Theil unterscheiden.

Der vordere, den ich der Kürze wegen oben als Zwischendarm bezeichnet habe, enthält bei Lepidosteus die runden, öfters verzweigten Blindsäcke der Schleimdrüsen, welche auch hier aus den Magendrüsen durch allmähliches Schwinden des Labzellentheils und Auswachsen der Schleimzellentheile entstanden sind. Auch für Polypterus giebt Leydig derartige Blindsäcke an dieser Stelle an. Doch hält er sie für Analoga der Lieberkühn'schen Crypten. Auf der Spiralklappe des Lepidosteus liegt ein Maschenwerk von Schleimhautfalten, dessen feineren Bau ich bei meinem Exemplare leider nicht mehr untersuchen konnte.

Dieselbe gitterartige Oberfläche hat die Spiralklappe des Störes. Das Epithel ist hier ein Cylinderepithel mit deutlichem »Porenkanalsaum« (F. E. Schulze). Zwischen ihm finden sich zahlreiche langgestreckte Becherzellen. Eine Spiralklappe findet sich nach J. Müller bei Lepidosteus, Polypterus, Acipenser und nach Wagner auch bei den Spatularien.

Nur der spiralige Verlauf und eine leichte Grössendifferenz unterscheiden noch bei Lepidosteus die letzten Reste eines bei den Selachiern so mächtig ausgebildeten Organes von den gewöhnlichen Schleimhautfalten des Darmes. Die Muscularis geht nicht in sie ein. In den grösseren Falten, sowie in den als Spiralklappen aufzufassenden findet sich in der Submucosa ein weiter, nur von den frei in ihm liegenden Blutgefässen durchzogener Hohlraum, vielleicht ein Reservoir des Chylus.

Die hochgradigste Ausbildung des von den Schleimhauttrabekeln gebildeten Netzes zeigt der Darm der Teleostier. Die Längsfalten, durch deren Ausstülpungen und Verzweigungen dies Netz entstanden, lassen sich in den meisten Fällen noch deutlich unterscheiden. Sie schliesen sich an die Septa zwischen den Magendrüsen an, durchziehen vom Pylorus bis zum After den ganzen Darm und gehen in alle Ausstülpungen desselben (Appendices pyloricae, Blindsäcke am Mitteldarmende) hinein. Eine erheblichere Oberflächenvergrösserung tritt da ein, wo diese Längsfalten in Windungen, oder in Zickzacklinien zu verlaufen beginnen, oder auch lange Ausläufer aussenden,

welche, die Furche zwischen den Falten durchziehend, mit dem gegenüberliegenden Wulst sich verbinden. So entsteht ein weitmaschiges Netz, das lange schmale Crypten zwischen sich einschliesst. Eine vermehrte Bildung der Querfalten wird diese Räume immer mehr im Längsdurchmesser verkleinern und schliesslich zur Bildung von einfachen Schläuchen führen, bei denen alle Diameter gleich und nur vom Tiefendurchmesser verschieden sind. (Schlauchförmige Crypten mit ovaler bis kreisrunder Oeffnung und Lieberkühn'sche Drüsen des Säugethierdarmes.) Alle Uebergangsformen von der Längsrinne des Darmes bis zu diesen finden sich leicht im Teleostierdarme. Zur Veranschaulichung dieser Verhältnisse sind Flächenschnitte durch die Mucosa des Hecht- oder Karpfendarmes zu empfehlen, oder auch nur die einfache Betrachtung der Darmoberfläche dieser Fische. Ansätze zur Bildung von Querfalten, welche aber die gegenüber liegende Längsfalte noch nicht erreicht haben, wird man selten im Darme derselben vermissen. Das Bild, welches auf diese Weise die Oberfläche der Darmschleimhaut bietet, ist das eines mehr weniger weitmaschigen Netzes. Die Gestalt der Maschen ist für die einzelnen Arten nicht immer constant und variirt wohl auch nach dem Alter der Individuen.

Eine Beschreibung derselben für alle untersuchten Arten würde daher von nur zweifelhaftem Werthe sein. Am reichlichsten ist die Faltenbildung bei den meisten Cyprinoiden, bei Gadus lota und Gonostoma denudatum. Die engen Maschen dieses Netzes begrenzen einfache Blindschläuche, die manchmal durch vom Fundus her emporwachsende secundäre Schleimhautfalten eine Strecke weit getheilt werden, so dass einer Mündungsstelle zwei oder drei blinde Enden anhängen können.

Auch unter den Teleostiern finden sich aber hie und da noch Anlehnungen an das alte, noch bei den Cyclostomen und den meisten Selachiern vorhandene System der reinen Längsfalten ohne Cryptenbildung. So treten z. B. die Schleimhautwälle von Pleuronectes solea unter einander nicht in Querverbindung. Sie verlaufen im Zickzack durch den ganzen Darm und ähnliche Anordnungen finden sich nach Rathke bei: Atherina Boyeri, Cyprinus chrysophrasius, Cypr. barbus, Syngnathus variegatus und argentosus und bei Gobius batrachocephalus.

Zottenartige Auswüchse der Darmschleimhaut sind, wie überhaupt unter den Fischen, so auch bei den Teleostiern selten. (Auf

der Klappe der Selachier, im Darme des Balistes und der Pleuronectiden, namentlich lang im Enddarm von Rhombus aculeatus etc.)

Sie haben ganz denselben Bau wie die übrigen Theile der Falten, aus denen sie auch durch mannigfache Uebergangsformen hervorgehen.

Bei einigen Fischen ist (Rathke) der Rand der Schleimhautfalten gekräuselt und vielfach ausgeschnitten, so bei Corvina nigra und Gobius melanostomus, ebenso bei Balistes. Bei Crenilabrus fuscus und Cr. perspicillatus sind die so entstehenden Zacken mächtig ausgebildet und ragen zungenförmig in den Darm. »Ganz für sich aber dastehend, nämlich nicht auf Längs- oder Querfalten aufsitzend, kommen im Afterdarme des Sargus annularis dreieckige, breite meistens zugespitzte, dicke und dicht gedrängte, zottenartige Vorsprünge vor, von denen einige mit ihrer breiten Basis nach der Länge, andere nach der Quere des Darmes gestellt sind.« Sie sind wohl ebenfalls durch tiefgehende Spaltung der Cryptenwände entstanden. »Sehr zarte und meistens zungenförmige Zotten sind aus der ziemlich glatten Oberfläche der Schleimhaut beinahe in dem ganzen Darme des Mugil cephalus hervorgewachsen. Bei Cyprinus barbus dagegen, bei welchem Fische Cuvier Zotten gesehen haben will, habe ich dieselben ebensowenig, wie Meckel gefunden.« (Rathke.)

Die Darmschleimhaut wird zusammengesetzt vom Bindegewebe mit seinen Gefässen und Lymphapparaten und vom Epithel. Das Bindegewebe ist im eigentlichen Stroma der Schleimhaut ziemlich derb und häufig von glatter Musculatur durchzogen. Da, wo es zwischen den Crypten aufsteigt, wird es viel zarter und feinfaseriger. Es wird durchzogen von weiten Lymphbahnen und den Blutgefässen.

Wo, wie z. B. beim Karpfen, Hecht und Chondrostoma nasus, die Bildung der Crypten eine sehr reichliche geworden, sind die Scheidewände derselben nur von geringer Dicke. In der Mitte dieser Scheidewände verläuft das feine Netz der Blutgefässe. Dieses liegt frei in einem Hohlraume, der nach allen Richtungen von zarten Bindesubstanzfäserchen durchzogen ist. In diesem die Gefässe umspinnenden Netzwerk sind zahlreiche freie Rundzellen (Lymphkörperchen) gelagert. Da durch Einstichinjectionen bei Karpfen dieser Raum öfter gefüllt wurde, da ferner das Vorkommen von Blutgefässen, welche ganz in der eben geschilderten Art von Lympgefässen umgeben sind, für die Fische beschrieben ist (Mesenterium von Trigla

hirundo nach Leydig, Blutgefässe der Magenwand nach Fohmann und Owen), so liegt die Annahme nahe, dass man es hier mit einem wandungslosen Lymphraume in der Cryptenscheidewand zu thun habe. Macht man durch die Mucosa eines Karpfendarmes, bei dem man zuvor eine Einstichinjection (Berlinerblau) unter die Serosa ausgeführt hat, Flächenschnitte, so liegen die Ringe, welche das quergetroffene Cryptenepithel bildet, ganz in die blaue Injectionsmasse eingebettet. Diese ist überall zwischen und um die capillären Blutgefässe vorgedrungen. Zahlreiche freie Rundzellen liegen noch ausser den Gefäss-Quer- und Längsschnitten in ihrem Gebiet.

Die Blutgefässe des Darmkanals hat Melnikow bei Gadus lota untersucht, wo sie ein reiches Capillarnetz in den Septen bilden. Die kammartigen Auswüchse der Septen nach dem Lumen zu (Zotten) zeigen ganz besonderen Gefässreichthum. Beim Hecht, Karpfen und Aal durchbohren die Arterien senkrecht die Muscularis, geben an diese und die Submucosa circulär fast um den ganzen Darm verlaufende Aeste ab und steigen dann in der Wand der Septa auf, wo sie sich in ein enges Netz von Capillaren auflösen, welches auf die oben beschriebene Weise in das lymphoide Gewebe eingebettet ist. Ueber Blutgefässe und lymphoides Netz zieht beim Hecht, Karpfen und Näsling eine Schicht ganz kleiner, platter Zellen mit rundlichen Kernen, die halbkugelförmig über das Niveau der Zellen hinwegragen. Färbungen mit Haematoxylin und Pikrinsäure lassen diese zwischen Darmepithel und Bindegewebe liegende Kernlage an feinen Schnitten fast immer erkennen. Die Zellen sind viel schwerer zu sehen. Silberfärbungen und Flächenbilder, den mit der oben genannten Doppeltinction behandelten Präparaten entnommen, zeigen aber auch ihr Vorhandensein deutlich an. Sie sind flache polygonale oder rundliche Plättchen, die das feine Netz der Bindegewebsbälkchen bedecken. Ob sie mit der von Debove[1]) beschriebenen »couche endothéliale sous-epithéliale« identisch sind, bleibt dahingestellt. Eine Verwechselung mit den Abdrücken einer Epithelzellenbasis ist nicht anzunehmen, da 1) die Epithelzellen des Fischdarmes keine breite Basis haben (s. unten) und 2) die Kerne der platten Zellen auch

1) M. Debove: Mémoire sur la couche endothéliale sous-epithéliale des membranes muqueuses. Journal de physiol. normale et pathologique 1874; siehe auch: Travaux du laboratoire d'histologie publiés par Ranvier. Paris 1874.

auf Querschnitten so deutlich sind, dass ich erst durch sie zur Untersuchung der Flächenbilder geführt wurde.

Das Epithel des Teleostierdarmes ist ein Cylinderepithel. Die Zellen sind von ansehnlicher Grösse und konischer Gestalt [1]). Das schmale Ende des Conus läuft in den langen Zellenfaden aus. Dieser lässt sich bis an das lymphoide Bindegewebe verfolgen; ob er sich in diesem auflöst, also die Schicht der platten Zellen durchbohrt, oder nicht, darüber konnte ich mir noch nicht völlige Klarheit verschaffen. Einzelne Präparate durch Isolirungsmethoden gewonnen, scheinen für ein wirkliches Eingehen des Zellendfadens in das lymphoide Netz zu sprechen (s. Abb.). An der Breitseite des Zellkegels liegt, wie dies auch E. Schulze beschreibt, der gestrichelte Porenkanalsaum, nach dem Lumen von einer scharfen, stark lichtbrechenden Linie begrenzt. Ueber diese hinaus ragen an einzelnen Darmstellen mehr, an andern weniger, kurze dicke Fortsätze des Zellprotoplasmas ganz so, wie sie v. Thanhoffer neuerdings auch beim Frosch beschrieben hat [2]).

Der Porenkanalsaum bildet einen Ring um die Zelle, in dessen Lumen das Protoplasma frei liegt. Von diesem freien Protoplasma gehen die betreffenden Fortsätze aus.

Vielleicht sind sie während der Verdauung in constanter Bewegung. Thanhoffer sah sie beim Frosch fortwährend eingezogen und ausgestreckt werden, so dass sie ganz analog den Pseudopodien vieler nackter Zellen, durch Protoplasmabewegung die Nahrungsstoffe aufnehmen.

Beim Aal, Hecht, Karpfen, Näsling, Schleie und Barsch konnte ich diese Fortsätze nicht selten beobachten, doch ist es mir noch nicht gelungen, ihre Bewegungen zu sehen. Daran mag wohl auch die Schwierigkeit einer am lebenden Fisch anzustellenden Beobachtung mit Schuld sein.

Curara, das allein (in grösseren Dosen) eine theilweise Ruhigstellung des Thieres zu ermöglichen vermag, lähmt die Kiemenrespiration. Die Beobachtung ausserhalb des Wassers wird rasch

---

1) Clupea harengus zeigt mehr cubische Zellen, doch war das von mir untersuchte Exemplar nicht so gut erhalten, als es zur Sicherstellung solcher Angaben wünschenswerth wäre.

2) v. Thanhoffer: Beiträge zur Fettresorption und histologischen Structur der Dünndarmzotten, Pflüger's Archiv VIII. Bd. S. 391.

tödlich, auch wenn ein constanter Wasserstrom durch die Kiemen geleitet wird. Vielleicht erlauben bessere Hülfsmethoden einen Einblick in dies interessante Verhältniss und führen zur Beantwortung der Frage, ob die Zelle selbst activ an der Resorption betheiligt ist. Als Versuchsobject wäre wohl der Aal am meisten zu empfehlen, da er allein von den bei uns lebenden Fischen lange ausser Wasser leben kann. Allein gerade ihn zu fixiren ist bekanntlich sehr schwer. Auch die Schleie hält die zum Versuch nothwendigen Anordnungen kurze Zeit aus.

Das Zellprotoplasma ist von einer Membran umgeben, dessen Verdickung den »Porenkanalsaum« darstellt. Der Zellendfaden ist eine von der Zellmembran gebildete Röhre, die an einzelnen Stellen, da, wo ein Kern oder Häufchen Protoplasma liegt, bauschige Erweiterungen zeigt. Die Kerne sind oval und enthalten mehrere Kernkörperchen. Zellen mit zwei Kernen kommen vor. Zwischen den Zellenfäden liegen massenhaft freie Lymphzellen, vielleicht (s. oben) aus dem darunter liegenden Gewebe ausgewandert.

Im Darme einiger Teleostier kommen Flimmerzellen vor. Sie sind wohl als die Reste einer Zellart aufzufassen, die früher den Darm bekleidete (niedere Thiere, Amphioxus, Embryonen mancher höheren Thiere [1]) und sich nach und nach bei den Cyclostomen, im Vorderdarm der Selachier und Ganoiden, sowie in den Appendices pyloricae erhalten hat.

Flimmerepithel findet sich im Darme von: Rhombus aculeatus, Syngnathus acus (Sphagebranchus imberbis und Muraena helena; Kölliker). Ausserdem tragen die Zellen um die Mündungen der Appendices pyloricae herum sehr häufig Flimmern.

Zwischen den Epithelzellen stehen zahlreiche Becherzellen, die wahrscheinlich aus ihnen entstanden sind. Es finden sich häufig Zellformen, die sich als Uebergangsstadien auffassen lassen, sowohl am lebenden, als am Osmiumpräparat. An diesen ist ein mehr oder weniger grosser Abschnitt einer gewöhnlichen Epithelzelle durch die Schleimmetamorphose glasig durchscheinend geworden und gequollen.

Alle Theile der Cylinderzellen finden sich an den Becherzellen wieder. Der verdickte Zellrand lässt nur noch selten die feine

---

1) In dieser Hinsicht interessant ist die Mittheilung von E. Neumann (Arch. f. m. A. XII. Bd.), dass sich in einzelnen Crypten des Pharynx auch beim menschlichen Foetus noch Flimmerepithel findet.

Strichelung erkennen, aber das veränderte Protoplasma sendet nicht mehr über ihn die feinen Fortsätze aus. Auch kommen bei den von mir untersuchten Fischen keine Flimmern auf Becherzellen vor. Ebensowenig haben E. Schulze oder Leydig solche an dieser Stelle gesehen. Nur Kölliker[1]) bildet eine Becherzelle mit unter einander verklebten Flimmerhaaren ab. Der Kern der Becherzellen ist nicht immer sichtbar. Meist liegt er am Boden des Bechers, im Anfange des Zellenfadens, noch umgeben von einem kleinen Häufchen normal gebliebenen Protoplasmas. Das Verhalten des Zellenfadens ist ganz wie bei den Cylinderzellen.

Mit Rücksicht auf die beobachteten Uebergangsformen stehe ich nicht an, die Becherzellen für Abkömmlinge des gewöhnlichen Darmepithels zu halten, aus dem sie sowohl physiologisch intra vitam, als auch post mortem entstehen können, wie ihr Befund an der lebenden Schleimhaut und das rasche Zunehmen ihrer Zahl im herausgenommenen Darme zeigen. Es läge demnach eine Arbeitstheilung anfänglich gleichartiger Zellen (beim Embryo finden sich keine Becherzellen) vor, indem die Becherzellen die Absonderung einer schleimigen Substanz übernommen haben, die Cylinderzellen nach der Mehrzahl der über sie vorliegenden Untersuchungen der Resorption dienen. Den Zellenfaden der Becherzellen sehe ich demgemäss nur als rudimentären Zelltheil an, der nur noch der Befestigung und Stütze bei diesen dient, während er bei den Cylinderzellen nach Heidenhain u. A. der Anfangstheil der Chylusbahn ist. Vielleicht tritt in ihm auch ein feiner Faden eines Secretionsnerven zur Becherzelle.

E. Schulze sah im Oesophagus des Störes einmal ein feines varicöses Nervenfäserchen zu Becherzellen treten. Ebenso sah ich selbst einmal ein feinstes varicöses Fäserchen aus dem Bindegewebe zum Boden des Bechers ziehen. Axel Key[2]) spricht, von ähnlichen Befunden ausgehend, die Becherzellen sogar für wirkliche Endapparate von Nerven an. Er hat die Ausläufer in das Bindegewebe gesehen und in diesem reichliche Nervenfasern gefunden, von denen ein Theil marklos geworden, diesen Ausläufern zuzieht. Einen direkten Zusammenhang von Becherzelle und Nerv hat er allerdings nie constatirt.

1) Verhandl. der physikal. med. Gesellschaft zu Würzburg. VII. Bd.

2) Axel Key in einer Anmerkung zu: Oedmansson, Studier öfver epitheliernas byggnad, Utrag ur bref. meddelalt. af prof. E. A. Key.

Anhang.

Der Mitteldarm von Cobitis fossilis.

Von einem einzigen Fische wird behauptet, dass ihm jegliches Epithel im Mitteldarm abgehe; es ist Cobitis fossilis, den Leydig zum erstenmale untersucht hat.

Er fand den Vorderdarm ganz drüsenfrei, mit Cylinderepithel bedeckt. Mitteldarm und Enddarm entbehrten desselben. Massenhafte Capillarschichten traten hier frei aus der Schleimhaut zur Oberfläche. Jede Spur von Drüsen fehlte. Die ganze Mucosa bestand vielmehr nur aus Capillaren, die durch eine dünne homogene Grundsubstanz zusammengehalten wurden.

Es ist mir nur ein einziges lebendes Exemplar dieses interessanten Fisches zugänglich gewesen und kann ich Leydigs Angaben nur bestätigen.

Vom Intestinaltractus habe ich einige Stücke lebend frisch, andere in Osmiumsäure oder in Alkohol gehärtet untersucht.

Des hohen Interesses wegen, welches das bisher nur von Wenigen untersuchte Thier bildet, sei es mir vergönnt auf eine Schilderung des mikroskopischen Befundes genauer einzugehen, als dies bei anderen Fischen geschehen konnte.

Das Netz der niedrigen Schleimhautfalten des Vorderdarmes ist mit einem körnig getrübten, sehr leicht abfallenden Cylinderepithel bedeckt. Schon während des Lebens kann diese Entblössung der Mucosa theilweise vor sich gehen.

Man findet nämlich nicht selten das noch fest zusammenhängende Cryptenepithel im Darminhalt an Stellen des Mitteldarmes, wo gar keine Crypten vorkommen. Dahin muss es während des Lebens gekommen sein, da die betreffenden Darmstücke direkt aus dem sterbenden Thiere in die Erhärtungsflüssigkeit geworfen wurden, ein Transport von Ingestis also postmortal nicht mehr stattfinden konnte. Magendrüsen sind nicht vorhanden. Im Epithel nur wenige Becherzellen. Gegen Ende des Vorderdarms werden die Wälle niedriger, das Epithel findet sich nur noch in einigen wenigen Crypten und schwindet endlich ganz[1]). Dafür wird jetzt das Capillarnetz

---

1) Sollten hier nicht doch Verhältnisse vorliegen, wie sie der Epithelbedeckung der Lunge entsprechen und die dünnen Platten eines Epithels auf

der Schleimhaut stärker. Zahlreiche Gefässschlingen erheben sich über das Niveau derselben, frei in den Darm hinein. Ihr Lumen ist nicht so weit, als die grösste Dicke der Blutkörperchen beträgt. Man findet die letzteren desshalb in verschiedenen, durch Zusammendrücken hervorgebrachten Formen. (Wurstform, Bisquitform etc.) Die sehr dünne Capillarwandung scheint homogen zu sein. Leydig hat diese Gefässanordnung als der Athmung dienend aufgefasst, und jedenfalls ist die reiche Entfaltung freiliegender Capillaren bei dem bekanntlich Luft massenhaft verschluckenden Thiere damit in Verbindung zu bringen. Ausser Luftblasen erfüllen noch dünnflüssige Ingesta den Darm und die Möglichkeit einer Diffusion der gelösten Nahrungsstoffe direkt in das Blut ist nicht ausgeschlossen, umsomehr, da dieselben unter dem Druck der gewaltsam verschluckten Luft stehen. Dass dieser Druck kein unbedeutender ist, zeigt sowohl die pralle Spannung des lufterfüllten Darmes, als das pfeifende Geräusch, das entsteht, wenn die Luft durch den After entweicht. Andrerseits ist der Blutdruck im Capillarsystem ein sehr geringer.

Eine Resorption durch die Gefässwand selbst anzunehmen hätte also, sowohl nach der Darlegung dieser Druckdifferenzen, als nach dem, was sonst über die Resorption direkt von Capillaren aus bekannt ist (Lunge etc.), keine allzugrosse Schwierigkeit. Dem Cobitis würde also ein zwischen Blutbahn und Darm stehendes Chylussystem abgehen. Wenn wir erwägen, in welch' inniger Beziehung Blut- und Chylusbahn auch bei den übrigen Teleostiern stehen, so ergiebt sich leicht der Weg, auf dem eine derartige Differenzirung vor sich gehen konnte.

6. Enddarm.

Der Enddarm ist bei fast allen Fischen durch einen klappenförmigen Schleimhautring vom Mitteldarm getrennt. Ueber diesen Ring hinweg setzt sich die Beschaffenheit der Schleimhaut des letzteren noch eine Strecke weit fort.

Bei Petromyzon fluv. werden die kleinen niedrigen Längsfalten, welche aus den stärkeren des Oesophagus hervorgegangen sind, im

Querschnitten nicht sichtbar sein? Das einzige Exemplar, das ich erhielt, war durch einen Injectionsversuch zur Silberbehandlung untauglich geworden. Doch soll diese, sowie ich neue Exemplare erhalte, angewandt werden.

Enddarme wieder dicker und stärker. Sie durchziehen ihn als ansehnliche Wülste bis zur Cloake. Die Darmschleimhaut der Selachier verliert kurz hinter der Klappe ihre zart längsgestreifte oder reticuläre Beschaffenheit, welche sie durch den Klappendarm bewahrt hatte. Starke Längsfalten, ganz gleich denen des Oesophagus, durchziehen den Enddarm. Das Cylinderepithel schwindet und wird durch ein vielgeschichtetes Plattenepithel, zwischen dessen Elementen Becherzellen gefunden werden, ersetzt.

Der Enddarm der Ganoiden (Lepidosteus) und der Teleostier zeigt eine vom Mitteldarm kaum differente Beschaffenheit. Die Crypten werden nur etwas länger und schmaler als in diesem, bleiben aber bis fast zur Analöffnung mit Cylinderepithel und Becherzellen bedeckt. Bei einigen (z. B. Gadus lota, Scorpaena) findet sich nicht einmal die Verlängerung der Crypten; sie bleiben hier, wie am Mitteldarm, kurze, schmale Blindsäcke. Zotten im Enddarm s. o. Auf den Zotten des Rhombus aculeatus wird Flimmerepithel angetroffen. Ebenso in einer reichlichen Bildung von verzweigten Crypten am Anfange des Enddarms von Zeus faber.

Für die Phylogenie und Physiologie der Drüsen des Darmrohres ergeben sich aus der vorliegenden Arbeit wohl die folgenden Resultate, deren theilweise hypothetische Begründung ich mir keineswegs verhehle:

1) Das Darmrohr der ältesten Wirbelthiere und das der Embryonen höherer ist glatt auf seiner inneren Oberfläche. Die ersten Oberflächenvergrösserungen treten in der Bildung von Längsfalten auf (Petromyzon). Darmkrypten entstanden, als die Bildung von den Längsfalten entstammenden Querfalten begann, welche von einer Längsfalte zur andern ziehen. Diese Uebergangsformen zu eigentlichen Blindsäcken aus langen Buchten finden sich bei Selachiern, Ganoiden und einigen Teleostiern.

Eine reichlichere Ausbildung der Maschen des so entstandenen Netzes hat zuerst im Magen, später auch auf der Mitteldarmschleimhaut enge schlauchförmige Crypten erzeugt. Diese höchste Form der Faltenentwicklung, welche sich bis zu den Säugethieren erhält, ist bei den niederen Fischen noch selten und selbst bei den Teleostiern noch keineswegs constant. Vergl. Fig. 13 a—e.

2) Der ältere Zustand der reinen Längsfaltenbildung bleibt im Oesophagus aller Fische und im Enddarme der meisten erhalten. Drüsen fehlen im Oesophagus und Enddarm.

3) Die Magensaftdrüsen sind ontogenetisch und phylogenetisch

secundäre Bildungen, die erst spät auftreten und unter den Fischen noch nicht constant geworden sind. Sie haben sich aus dem unteren Theile der Magenkrypten differenzirt.

4) Ein Rest der unveränderten Magenkrypten findet sich bei vielen Fischen im pylorischen Rohr, wo sie als Magenschleimdrüsen fungiren. Sie entstehen durch allmählichen Verlust des Labzellenanhangs an den Magengrübchen und Längerwerden der letzteren.

5) Die Appendices pyloricae sind Ausstülpungen der Darmwand von demselben Bau wie diese.

6) Eigentliche Drüsen kommen im Mitteldarme nicht vor. Innerhalb der Krypten lässt sich nur für die Becherzellen eine secretorische Thätigkeit nachweisen. Die übrigen Epithelzellen tragen Einrichtungen, welche ihre nahe Beziehung zum Resorptionsapparate erkennen lassen. Die Oberflächenvergrösserung der Darmschleimhaut stellt einen mehr weniger complicirten Resorptionsapparat dar, in dem reiche Lymphbahnen bis direkt unter das Epithel ziehen. Die Lymphräume umgeben die Darmgefässe. Ein solcher Resorptionsapparat wird auch durch die Spiralklappe gebildet.

7) Zur Vereinigung der Lymphapparate des Darmes zu bestimmten Organen (Follikel etc.) ist es nur an wenigen Stellen bei Fischen gekommen. So im Oesophagus der Selachier und am Pylorus einiger Teleostier.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XL und XLI.

Fig. 1. Epithelzellen aus dem Mitteldarm des Karpfen, macerirt a) in 2 % Chlornatriumlösung, b) verdünnter Müller'scher Lösung, c, d) in $^1/_{10}$ pct. Osmiumsäure, e dieselben von der Fläche. Man erkennt den verdickten Ring der Zellmembran (a) und die Fortsätze des nackten Zellprotoplasmas (b). Vergr. $^{500}/_1$.

Fig. 2a. Becherzellen von Hecht und Chondrostoma $^{460}/_1$ bei *b* dieselben dem Lymphnetz der Kryptenwand aufsitzend.

Fig. 3. Epithelzellen aus dem Oesophagus von Lepidosteus. $^{500}/_1$.

Fig. 4. Aus dem Oesophagus von Syngnathus acus, Flächenbild. Man erkennt die starke Kittsubstanz zwischen den Becherzellen $^{750}/_1$.

Fig. 5. Aus dem Oesophagus von Raja clavata; Lymphzellen.

Fig. 6. Das Lymphorgan im Vorderdarme von Torpedo marm. Querschn. des Oesophagus bei schwacher Vergrösserung.

Fig. 7. Ein Stückchen desselben Schnittes. Vergr. $^{260}/_{1}$. pl. Plattenepithel. des Oesoph., L Lacunen, R Lymphorgan.

Fig. 8. Ende des Oesophagus von Mullus barb.; Flächenschnitt. Die Längsbuchten gehen in ovale und rundliche Krypten über.

Fig. 9. Labzellen von Perca fluv. isolirt in Ranviers Alkohol. Verg. $^{600}/_{1}$.

Fig. 10. Zwei Labzellen von Mustelus mit dem Zellfaden aus einem feinen Schnitt. Vergr. $^{600}/_{1}$.

Fig. 11. Magenepithel von Torpedo aculeata. $^{460}/_{1}$.

Fig. 12. Magenepithel von Perca fluv. Maceration in Ranviers Alkohol. Vergr. $^{460}/_{1}$.

Fig. 13. Das blinde Ende einer Labdrüse von Perca fluv. $^{460}/_{1}$.

Fig. 14. Querschnitt durch den Magen eines Torpedoembryo. $^{300}/_{1}$.

Fig. 15. Magenanfang von Torpedo marm. Vergr. $^{200}/_{1}$. Zellfäden der Labzellen.

Fig. 16. Magenende von Lepidosteus. Beginn der Schleimdrüsenentwicklung. Vergr. $^{200}/_{1}$.

Fig. 17. Ausgebildete Schleimdrüsen von Lepidosteus. Vergr. $^{200}/_{1}$.

Fig. 18. Schleimdrüse vom Pylorus der Dactyloptera volitans. Vergr. $^{120}/_{1}$.

Fig. 19. Schleimdrüse von Squatina angelus. Vergr. $^{300}/_{1}$.

Fig. 20. Epithel der Appendices pyloricae. a Dactyloptera, b Rhombus acul. Vergr. $^{460}/_{1}$.

Fig. 21. Von der Spiralklappe des Scyllium canicula. Vergr. $^{200}/_{1}$.

Taf. XLI.

Fig. 1. Aus dem Oesoph. von Torpedo aculeat. a Lymphorgan, b Gewebslumen mit Endothel. Vergr. $^{180}/_{1}$. Längsschnitt.

Fig. 2. Querschnitt durch den Oesoph. von Perca fluv. Das Epithel besteht nur aus langgestreckten Becherzellen. Vergr. $^{200}/_{1}$.

Fig. 3. Querschnitt durch den Oesophagus des Hechtes. p primäre, s secundäre Längsfalten. Schwache Vergr.

Fig. 4. Querschnitt durch den Oesophagus des Karpfens. Schwache Vergr. p und s wie bei Fig. 3.

Fig. 5. Zwei Magendrüsen von Mustelus. a Magenepithel mit Schleimpfröpfen, b Schaltstück, c Drüsenzellen. Vergr. $^{400}/_{1}$.

Fig. 6. Magendrüsen von Rhombus acul. b Schaltstück, a dasselbe quergetroffen. Vergr. $^{180}/_{1}$.

Fig. 7. Ein Stück Magenschleimhaut von Mustelus. Vgr. $^{90}/_{1}$. a Stelle der Schaltstücke.

Fig. 8. Längsschnitt durch das Ende des Oesophagus und den Anfang des Magens von Pristurus. Vergr. $^{180}/_{1}$. a Flimmerepithel des Oesoph. a' Magenepithel, b Schaltstück, c Drüsenzellen, d Plattenepithel aus

dem Anfangstheile des Oesophagus, am Magenanfang noch in einer Schicht unter dem Cylinderepithel vorhanden.

Fig. 9. Querschnitt durch einen Appendix pyloricus von Lepidosteus. Vergr. $^{360}/_{1}$.

Fig. 10. Dasselbe von Mullus barbatus. Schwache Vergr.

Fig. 11. Schematisch. Ein Stück Teleostierdarm um die langen schmalen Krypten zu zeigen. a Längsschnitt, b Querschnitt des Darmes, c innere Oberfläche.

Fig. 12. Querschnitt durch den Darm des Hechtes. Vergr. $^{200}/_{1}$.

Fig. 13. Halbschematische Flächenschnitte durch Fischdärme zur Demonstration des Uebergangs der Längsbuchten in rundliche Krypten. a von Petromyzon fluv., die Spiralfalten sichtbar, b Selachierdarm, c, d, e Teleostierdärme.

Fig. 14. Eine Falte der Spiralklappe von Scyllium canicula. o Oberseite, a Unterseite der Klappe. Vergr. $^{90}/_{1}$. Querschnitt.

Fig. 15. Zwischendarm und Beginn des Klappendarms v. Scyllium canicula. Längsschnitt. Schwache Vergr.

Fig. 16. Aus einem Querschnitt der Appendices pyloricae von Dactyloptera volitans. Vergr. $^{360}/_{1}$.

Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.